

*м. 1962*  
А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

---

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVII

7

ИЮЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

---

МОСКВА

1962

ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Чл.-корр. АН СССР А. А. Аракян, Н. А. Аврорин, акад. ВАСХНИЛ и акад. АН УССР П. А. Власюк, П. А. Генкель (зам. главного редактора), Л. В. Кудряшов, М. В. Кultiassov, чл.-корр. АН СССР В. Ф. Купревич (главный редактор), С. С. Прозоров, В. И. Разумов, К. А. Соболевская, А. А. Шахов, чл.-корр. АН СССР Б. К. Шишкин, М. С. Яковлев (зам. главного редактора)

EDITORIAL BOARD

A. A. Arakyan, N. A. Avrorin, P. A. Henckel (Associate Editor), L. V. Kudryashov, M. V. Kultiasov, V. F. Kuprevicz (Editor-in-Chief), S. S. Prozorov, V. I. Razumov, K. A. Sobolevskaya, A. A. Shakhov, B. K. Schischkin, P. A. Vlassiuk, M. S. Yakovlev (Associate Editor)

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО  
ОБЩЕСТВА

ТОМ XLVII

ВЫПУСКИ 7—12



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1962 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1,  
Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»

В. В. Крючков

ЗАВИСИМОСТЬ ФЕНОФАЗ У БЕРЕЗЫ И ЕЛИ  
ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ САМИХ ДЕРЕВЬЕВ

С 2 рисунками

(Получено 23 I 1961)

По фенологии растений, в том числе и древесных, имеется обширная литература, в которой рассматривается зависимость наступления фенофаз от метеорологических условий, приводятся даты наступления фенофаз в различные годы и в различных географических областях (Кожеников, 1926; Батманов, 1934; Галахов, 1938, 1941; Бутакова, 1945; Семенов-Тянь-Шанский, 1947; Календарь русской природы, 1948; Календарь природы СССР, 1949; ШигOLEV и Шимапюк, 1949; Бейдеман, 1954; Щербинковский, 1954; Sanson, 1954; Долгошов, 1957; Остроумов, 1957; Шабанов, 1957; ШигOLEV, 1957; Mc Millan, 1957; Mándy, Kárpáti, 1958; Tamás, 1959). Во многих из этих работ отмечается, что наступление одних и тех же фенофаз у растений начинается в различное время и при различных метеорологических условиях; чаще всего имеется в виду температура воздуха.

Мы уже высказывали мысль о том, что наступление фенофаз у растений зависит не только от метеорологических условий, но и от их собственной температуры, которая обуславливается и внешними метеорологическими факторами (температура и влажность воздуха, солнечная радиация, ветер) и свойствами самих растений (окраска и масса растения, его теплопроводность и транспирационная способность и т. д.) (Крючков, 1960). Бесспорно, что растение может вступить в ту или иную фенофазу только при достижении определенной температуры его телом; при более низкой температуре не могут начаться соответствующие биохимические процессы. Наблюдения над температурой самих растений дают возможность учитывать интегральное действие всех отдельных метеорологических и биологических факторов.

В настоящей работе мы рассмотрим наступление фенофаз у березы пильчатой (*Betula tortuosa* Ldb.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ldb.) в зависимости от метеорологических условий и «микроклимата» самих растений. Наблюдения проводились нами в течение четырех лет — с 1957 по 1960 г. В приводимых таблицах даны только осредненные данные за последние два-три года.

Наблюдения проводились в Хибинских горах: на склоне южной экспозиции г. Юкспор (высота 360 м над ур. м.) и на территории Полярно-альпийского ботанического сада на склоне северо-северо-восточной экспозиции и у подножья г. Вудъяврчорр (высоты по горному профилю от 320 до 440 м над ур. м.) в редкостойном елово-березовом лесу, в березовом криволесье и в нижней части горной тундры. Температура древесных стволов измерялась на высоте 1,6—1,9 м от поверхности почвы. Для этого в деревьях высверливались отверстия, диаметр которых равнялся диаметру термометров. Термометры вставлялись или в середину ствола, или с северной и южной сторон на глубину 4—5 см. Если между термометром и стволом оставались зазоры, то они замазывались воском или пластилином. Наблюдения за температурой растений перед наступлением той или иной фенофазы проводились не менее трех раз в сутки:

утром (7—9 час.), в полдень и вечером (18—20 час.), но иногда и чаще через 2 часа. Одновременно с отсчетами температуры в древесных стволах отмечалась и температура воздуха. Температура поверхности стволов, ветвей и листьев измерялась при помощи термометра и гальванометра типа М-101, а также микроэлектротермометра конструкции В. Г. Карманова.

В табл. 1 и 2 приведены результаты наблюдений за три года (1958—1960), дающие представление о метеорологических условиях и температуре берез за несколько дней до и после начала сокодвижения.<sup>1</sup> Из этих таблиц видно, что сокодвижение у берез начинается при довольно высокой температуре самих деревьев — от 5—6° и выше. В табл. 1 и 2 приведены средние суточные величины, при которых начинается сокодвижение. Так, например, в 1960 г. сокодвижение началось сначала у берез с темносерыми стволами, и в частности у березы № 2; температура в середине ее ствола равнялась в это время 5.5°, поверхность ствола с южной стороны имела температуру 7.0—10.0°, а с северной стороны 3.5—5.0°. Температура ствола у самой почвы под снегом мощностью в 90—100 см, температура корней на глубине 10—15 см и самой почвы до глубины 40 см равнялась 0.0°. Температура воздуха равнялась 3.5°. У более светлокорых берез №№ 1 и 3 в это время (в 12 час. 17 IV) температура в середине стволов равнялась 3.5—3.9°; сокодвижения у них не было. Но через полчаса температура этих берез поднялась до 4.8—5.0° и в надрезах стволов появились капельки сока. А еще через полчаса сок у этих берез уже обильно стекал вниз по стволу.

При откапывании снега для измерения температуры нижней части стволов берез мы делали надрезы в этой нижней части. И если из верхней

ТАБЛИЦА 1

Метеорологические условия и температура берез во время сокодвижения в Хибинах (долина р. Юкспорнок, 1958 г., высота 360 м над ур. м.)

Дата	Температура деревьев (в °C)						Температура воздуха (в °C)			Относительная влажность воздуха (в %)	Температура почвы на глубине 20 см (в °C)	Облачность (в баллах)
	береза № 10 (д. = 30)		береза № 20 (д. = 23)		береза № 30 (д. = 8)	береза № 40 (д. = 6)	средняя	максимальная	минимальная			
	южная сторона	северная сторона	южная сторона	северная сторона	середина стволов	середина стволов						
23 IV	-1.3	-3.6	-2.9	-3.4	1.1	2.9	-7.8	-1.6	-14.6	68	-0.2	
24 IV	0.6	-2.0	-1.6	-2.3	-2.3	3.2	6.9	0.2	-12.5	60	-0.2	
25 IV	0.7	-1.6	-1.2	-1.8	4.0	6.6	-5.7	1.0	-13.3	57	-0.2	
26 IV	0.5	-1.3	-1.0	-1.2	9.1	8.6	-3.5	-2.5	-9.7	52	-0.3	
27 IV	1.6	-0.1	2.0	0.5	9.8	8.9	1.4	5.6	-3.6	52	-0.1	
28 IV	7.6	3.7	5.0	4.7	11.2	9.8	2.8	7.4	0.5	66	0.0	
29 IV	11.0	5.9	8.1	7.0	11.4	9.0	3.2	6.7	0.8	71	0.0	
30 IV	6.7	6.8	6.0	7.0	8.0	5.4	3.2	7.3	0.7	84	0.0	
1 V	5.1	4.8	6.9	4.1	7.0	7.5	1.5	4.6	0.4	91	0.0	
2 V	1.7	1.8	0.3	1.0	1.1	5.0	1.0	3.3	-1.9	80	0.0	
3 V	5.8	3.6	2.2	2.0	6.1	6.0	1.1	2.8	-1.6	77	0.1	
4 V	4.9	2.8	2.5	2.5	4.5	4.3	2.4	1.2	0.2	76	0.1	
5 V	6.6	3.4	3.5	3.2	5.1	4.2	0.9	4.8	1.5	74	0.1	

<sup>1</sup> Сокодвижение обнаруживалось путем надрезов и проколов на стволах и ветвях у подопытных берез.

<sup>2</sup> Диаметры стволов (д.) в см.

<sup>3</sup> Начало сокодвижения у берез №№ 20, 30, 40.

<sup>4</sup> Начало сокодвижения у березы № 10.

части ствола выделялся сок, то из нижней он выделялся с такой же интенсивностью.

У тех берез, середина ствола которых 17 IV не нагрелась до 5.0°, сокодвижение не было отмечено в этот день.

Пример 1960 г. характерен и для трех предшествующих лет: сокодвижение ни разу за все эти годы не начиналось, если температура в середине ствола березы не достигала 5°.

ТАБЛИЦА 2

Метеорологические условия и температура берез во время сокодвижения в Хибинах (Ботанический сад, высота 320 м над ур. м.)

Дата	Температура деревьев (в °C)				Температура воз- духа (в °C)			Относительная влажность воздуха (в %)	Температура почвы на глубине 20 см	Облачность в бал- лах
	береза № 1 (д. = 9)	береза № 2 (д. = 10)	береза № 3 (д. = 12)	береза № 4 (д. = 12)	средняя	максималь- ная	минималь- ная			
1959 г.										
24 IV	-3.3	-3.7	-5.6	-5.3	-3.7	-2.2	-17.1	54	-0.2	4
25 IV	-2.7	-3.1	-2.6	-2.8	-0.2	0.8	-11.5	62	-0.2	9
26 IV					3.8	8.2	0.0	70		10
27 IV	9.8	10.5	7.9	7.8	6.2	8.2	4.5	72	-0.2	6
28 IV	11.3	11.9	10.3	9.9	9.4	11.5	2.6	53	-0.1	5
29 IV	10.7	10.6	10.0	9.8	9.0	11.8	2.3	58		3
30 IV	12.0	11.4	10.7	10.6	9.4	10.6	1.0	54	-0.1	4
1 V					7.4	11.8	2.5	52		8
2 V <sup>2</sup>	8.6	8.5			8.5	11.8	3.0	62	-0.1	5
3 V <sup>3</sup>	16.3	11.0	10.3	10.2	9.0	13.0	5.0	58		5
4 V	13.8	13.4	10.7	10.7	12.0	13.7	5.0	64	-0.1	6
5 V	14.3	14.2	12.7	12.0	12.5	14.8	3.9	49		3
6 V	13.5	13.2	11.7	11.6	12.3	15.3	5.1	65	0.0	6
1960 г.										
13 IV	1.5	1.2	1.7	—	0.1	1.0	-0.7	90	0.0	9
14 IV	0.3	0.2	0.0	—	-0.4	1.7	-0.9	86	0.0	9
15 IV	2.2	2.3	2.2	—	2.4	3.3	1.3	74	0.0	10
16 IV	1.9	1.9	2.2	—	1.9	2.5	0.5	77	0.0	8
17 IV <sup>4</sup>	4.9	5.8	5.9	—	0.2	2.0	-6.6	74	0.0	5
18 IV	1.1	1.3	0.0	—	-1.1	6.0	-8.1	63	0.0	6
19 IV	7.8	8.8	9.0	—	3.9	3.1	0.1	56	0.0	6

Выделение сока начинается в нижней части ствола. Скорость движения сока по стволу в первые дни, видимо, очень мала; к верхней части ствола и к ветвям сок доходит через несколько часов или через несколько дней в зависимости от погоды и от температуры растений. Температура ветвей в начале сокодвижения бывает не ниже 3—4°.

Из табл. 1 и 2 видно также, что началу сокодвижения всегда предшествовало 3—4 дня, в течение которых средняя температура березовых стволов была положительной. Мощность снега в начале сокодвижения обычно равна 60—120 см. Температура нижней части ствола, находящейся под снегом, в начале сокодвижения бывает не ниже -0.2°. Температура почвы на глубине 20—30 см (здесь расположена основная масса

<sup>1</sup> Термометры вставлялись в середину ствола.

<sup>2</sup> Начало сокодвижения у березы № 2.

<sup>3</sup> Начало сокодвижения у березы №№ 1, 3, 4.

<sup>4</sup> Начало сокодвижения у березы №№ 1, 2, 3 (1960 г.).

<sup>5</sup> Диаметры стволов (д.) в см.

корней) к началу сокодвижения бывает тоже не ниже  $-0.2^{\circ}$ . Видимо, почвенные растворы при температуре от  $-0.2^{\circ}$  и выше находятся уже в жидком состоянии и могут всасываться корнями берез и передвигаться вверх по стволу. В связи с этим интересен следующий случай. В первой декаде апреля 1960 г. стояла теплая солнечная погода. Березы с 6 по 10 апреля имели положительную температуру. Но температура почвы равнялась  $-0.3^{\circ}$ . Сокодвижения в этот период не было отмечено.

Таким образом, для начала сокодвижения нужен температурный градиент между надземной и подземной частями дерева не менее  $5-6^{\circ}$ . В дальнейшем для продолжения сокодвижения температурный градиент может быть гораздо меньше, но не менее  $0.3-0.5^{\circ}$ . Для продолжения сокодвижения не обязательно также, чтобы ствол и ветви имели одновременно положительную температуру. Часто в морозном воздухе темно-серые стволы берез разогреваются на солнце до положительной температуры, а ветви, обладающие меньшей поверхностью нагревания, имеют отрицательную температуру, хотя и несколько более высокую, чем воздух. В таких случаях выделение сока идет только из нагретого до положительной температуры ствола.

Сокодвижение у берез по горному профилю<sup>1</sup> — от лесного пояса и до одиноко стоящих в горной тундре берез — начинается почти одновременно. Часто у берез с темно-серой корой, расположенных в горной тундре на склоне южной экспозиции, сокодвижение начинается раньше, чем у белоствольных или затененных берез в лесном поясе. И это понятно, если учесть, что температура воздуха в горах через каждые 100 м изменяется в среднем только на  $0.5-0.7^{\circ}$ , а температура стволов берез в горной тундре в солнечные дни может быть выше температуры стволов затененных берез в лесном поясе на  $4-6^{\circ}$ , т. е. микроклиматический эффект оказывается более сильным, чем высотно-поясной. Так, например, 19 V 1959 затененные березы в лесу (на высоте 320 м над ур. м.) имели отрицательную температуру ( $-0.3$  —  $-0.5^{\circ}$ ), в то время как освещенные солнцем березы в горной тундре (на высоте 450 м над ур. м.) разогрелись до  $5.5^{\circ}$ . Но может оказаться, что у берез в горной тундре, имеющих более высокую температуру, не будет сокодвижения, а у берез с более низкой температурой в лесном поясе — будет. При проверке в подобных случаях всегда оказывалось, что температура почвы или ствола под снегом была ниже  $-0.2^{\circ}$ . Весной такие явления обычны: с уменьшением снегового покрова (а мощность снега не одинакова и тает он неравномерно) похолодания и заморозки в местах, где снег сошел или толщина его сильно уменьшилась, могут вызвать довольно сильное промерзание почвы. В результате может оказаться, что у некоторых берез, у которых еще несколько дней назад было сокодвижение, в день наблюдения при такой же температуре стволов оно отсутствует.

Интересно отметить и следующее. Сок, поднимаясь из нагретого ствола, может оказать некоторое тепловое воздействие на ветви. Это можно наблюдать в период понижения температур воздуха. Приведем пример: 8 мая 1959 г. в 18 час. 30 мин. при плотном слое облаков началось понижение температуры воздуха и в 23 час. 45 мин. она стала отрицательной. Выделение сока в течение всего этого времени было довольно интенсивным, температура стволов берез оставалась положительной ( $1.5-2.0^{\circ}$ ). В ночное время при отсутствии солнечного освещения тонкие ветви обычно через 30—50 мин. принимают температуру, равную температуре воздуха и даже ниже, но тогда ветви берез в течение 5 час.

<sup>1</sup> В Хибинских горах верхняя граница лесного пояса проходит на высотах от 260 до 470 м над ур. м. Выше лесного пояса расположен пояс березового криволесья, верхняя граница которого колеблется от 300 до 600 м. Еще выше идет горнотундровый пояс. В горной тундре в увлажненных и защищенных от ветра местах отдельные березы поднимаются до 800—850 м.

сохраняли положительную температуру ( $0.1-0.2^{\circ}$ ) при отрицательной температуре воздуха ( $-0.6$  —  $-0.7^{\circ}$ ). Объясняется это, по нашему мнению, тем, что из медленно остывающего ствола в ветви поступал относительно теплый сок, который и препятствовал более быстрому охлаждению ветвей. Погода была пасмурной, безветренной, температура воздуха не опускалась ниже  $-0.6^{\circ}$ . В безоблачную погоду, способствующую тепловому излучению, или при ветре остывание ветвей при прочих равных условиях происходит быстрее.

Сокодвижение в Хибинах продолжается с перерывами до распускания листьев и длится 35—50 дней, но иногда и более 60 дней, как это было, например, в 1955 г. (с 5 мая по 8 июня).

В табл. 3, 4, 5 приведены материалы наблюдений за 1958—1960 г., дающие представление о метеорологических условиях и «микроклимате» деревьев во время зеленения почек и распускания листьев.

Из этих таблиц видно, что температура берез во время распускания листьев колеблется от  $11$  до  $22^{\circ}$ .

В 1958 г. зеленение почек и развертывание листьев у берез до 9—10 июня тормозилось ночными заморозками и низкой температурой деревьев и воздуха. С 11 июня температура деревьев повысилась до  $11-19^{\circ}$  (табл. 3). При такой температуре зеленение почек и развертывание листьев пошло ускоренными темпами: с 12 июня началось интенсивное зеленение почек, с 16 июня — развертывание листьев, и к 18 июня листья у берез полностью распустились. Таким образом, от начала зеленения почек до полного развертывания листьев при температурах  $11-19^{\circ}$  и при отсутствии ночных заморозков прошло около 7 дней.

В 1959 г. зеленение почек у берез началось с 1—2 июня при температуре  $5-6^{\circ}$ . Но переход этой фазы в фазу развертывания листьев тормозился ночными заморозками (табл. 4). С 4 июня заморозки прекратились, температура деревьев повысилась до  $16-20^{\circ}$ . Как и в 1958 г. при такой высокой температуре развертывание листьев пошло ускоренными темпами: оно началось дружно 4 июня; к 8 июня листья у берез полностью распустились. Следовательно, от начала зеленения почек до полного развертывания листьев прошло тоже около 7—8 дней. В 1960 г. зеленение почек у берез началось 6 мая при довольно высокой температуре деревьев — от  $4$  до  $12^{\circ}$ . Днем березы часто нагревались до  $15-16^{\circ}$ . Но с 8 мая началось похолодание с заморозками; температура берез днем в зависимости от освещения солнцем колебалась от  $4$  до  $10^{\circ}$ , но не превышала  $11^{\circ}$ . Развертывания листьев при этой температуре не произошло даже по прошествии почти трех недель от начала зеленения почек. И только с 24 мая при температуре берез выше  $14^{\circ}$  (табл. 5) началось дружное развертывание листьев у берез; 27 мая оно завершилось и начался рост побегов.

В 1955 г. от начала зеленения почек (1—2 июня) до полного развертывания листьев (7—8 июля) прошло около 38 дней. Погода в это время стояла холодная, дождливая, временами выпадал снег; температура воздуха колебалась от  $5$  до  $10^{\circ}$  и очень редко превышала  $10-11^{\circ}$ .

Распускание листьев у рябины, ольхи и хвоя у лиственницы сибирской происходит примерно в то же время и при тех же метеорологических условиях, что и распускание листьев у березы.

Таким образом, наблюдения в природе дают возможность сделать вывод о том, что зеленение почек у березы извилистой начинается уже при дневной температуре  $5-7^{\circ}$  (но не ниже), если такая температура держится не менее 5—7 дней; ночные заморозки не препятствуют зеленению почек. Развертывание листьев начинается при дневной температуре не ниже  $11^{\circ}$ . При высокой температуре ( $16-19^{\circ}$ ) время от начала зеленения почек до распускания листьев может быть очень коротким (7—8 дней). При пониженной температуре это время может растянуться до 4—5 недель.

ТАБЛИЦА 3

Метеорологические условия и температура берез и елей при распускании листьев и хвоя в Хибинах (долина р. Юкспорик, 1958 г., высота 360 м над ур. м.)

Дата	Температура деревьев (в °C)										Температура воздуха (в °C)			Температура почвы на глубине 20 см (в °C)					
	береза № 10 (д. = 30)		береза № 20 (д. = 23)		береза № 30 (д. = 8)		береза № 40 (д. = 6)		ель № 10 (д. = 40)		ель № 20 (д. = 30)		ель № 40 (д. = 23)		средняя	максимальная	минимальная	от	до
	северная сторона		северная сторона		северная сторона		северная сторона		северная сторона		северная сторона		северная сторона						
	южная сторона	северная сторона	южная сторона	северная сторона	южная сторона	северная сторона	южная сторона	северная сторона	южная сторона	северная сторона	южная сторона	северная сторона	южная сторона	северная сторона					
9 VI	9,6	6,8	9,0	7,4	9,7	8,9	11,0	9,0	10,8	9,8	11,6	9,4	3,4	8,0	-	-1,5	-0,2	3,6	
10 VI	5,2	4,6	4,8	4,4	5,5	5,6	5,3	5,6	4,5	5,6	5,6	5,4	4,4	7,1	1,2	-0,4	-0,1	3,8	
14 VI	15,6	8,8	11,3	8,6	13,8	13,7	15,8	10,5	15,9	11,6	17,7	11,2	6,0	9,9	0,0	0,0	0,1	4,5	
12 VI <sup>2</sup>	18,0	10,0	13,2	10,2	15,1	14,8	19,0	12,3	18,6	13,0	19,4	12,5	7,4	11,2	0,2	0,2	-0,1	6,0	
13 VI	18,5	9,2	13,0	9,2	13,8	13,2	20,0	11,2	19,4	11,2	20,6	11,6	6,6	9,5	3,0	3,0	0,4	6,6	
14 VI <sup>2</sup>	11,4	8,4	8,6	8,5	10,9	11,0	13,0	11,6	11,5	9,9	13,5	10,0	4,8	9,6	2,4	2,4	0,0	6,9	
15 VI	5,9	5,1	5,3	5,2	9,8	10,1	12,0	10,2	11,1	9,0	12,3	8,9	4,3	6,4	2,1	2,1	0,0	6,7	
16 VI	16,8	8,2	11,8	8,4	13,3	12,7	18,2	9,5	18,0	9,2	19,2	9,6	5,6	9,8	1,1	1,1	0,0	6,5	
17 VI	18,7	13,4	16,3	14,0	20,0	20,6	20,5	15,5	20,8	16,6	23,2	16,6	10,0	18,0	1,2	1,2	0,0	7,3	
18 VI <sup>3</sup>	20,8	17,2	19,6	18,0	22,2	22,2	21,2	19,0	21,8	19,6	24,1	19,9	14,3	19,6	5,6	5,6	0,4	8,8	
19 VI	22,6	19,0	21,2	20,0	23,7	24,0	23,4	21,4	23,1	20,8	26,4	21,8	16,0	20,9	8,7	8,7	0,3	9,8	
20 VI	25,8	19,4	22,6	20,0	23,8	23,6	27,4	21,0	25,2	-	27,6	21,1	16,2	20,5	9,6	9,6	1,6	10,6	
21 VI <sup>3</sup>	10,4	9,4	9,1	8,7	7,5	6,6	13,4	11,2	11,2	-	11,1	8,7	8,4	17,2	4,2	4,2	1,9	9,9	

<sup>1</sup> Влажность воздуха с 9 по 21 июня равнялась 60—70%.

<sup>2</sup> С 12 VI — начало зеленеения ростовых почек у берез, с 13—14 VI — набухание почек у елей.

<sup>3</sup> 18 VI листья у берез полностью распустились, с 17—18 VI началось цветение берез, 21 VI хвоя у елей распустилась и начался рост побегов.

<sup>4</sup> Диаметры стволов (д.) в см

ТАБЛИЦА 4

Метеорологические условия и температура берез и елей при распускании листьев и хвоя в Хибинах в 1959 г. (Ботанический сад, высота 320 м над ур. м.)

Дата	Температура деревьев (в °C) *								Температура воздуха (в °C)			Температура почвы на глубине 20 см (в °C)		Относительная влажность воздуха (в %)	Температура почвы на глубине 20 см (в °C)	Облачность (в баллах)
	береза № 1 (д. = 9)	береза № 2 (д. = 10)	береза № 3 (д. = 12)	береза № 4 (д. = 12)	ель № 1 (д. = 18)	ель № 2 (д. = 20)	ель № 3 (д. = 30)	ель № 4 (д. = 11)	средняя	максимальная	минимальная					
2 VI	6,0	5,4	5,0	4,7	4,6	4,2	3,2	6,6	5,6	5,0	0,8	7,9	0,1	1,6	1,6	1,6
3 VI	10,5	9,3	9,7	9,5	7,8	6,7	3,9	43,7	10,9	10,7	3,2	5,9	0,0	1,8	1,8	1,8
4 VI	20,4	20,4	19,0	18,0	15,6	15,1	10,9	22,7	18,8	19,5	3,4	4,4	0,0	2,5	2,5	2,5
5 VI	18,7	18,5	19,0	18,5	16,3	16,3	14,5	20,5	18,2	21,6	7,0	5,7	0,0	3,5	3,5	3,5
6 VI	16,9	16,9	16,6	16,1	14,9	14,9	14,0	19,2	17,3	19,2	8,5	5,0	0,0	4,3	4,3	4,3
7 VI	21,2	22,6	20,0	21,4	16,5	16,2	14,2	23,0	20,0	21,8	7,0	4,0	0,1	4,9	4,9	4,9
8 VI <sup>2</sup>	19,7	19,5	20,9	21,5	17,7	17,9	16,2	22,6	20,6	22,4	10,5	6,7	0,1	5,6	5,6	5,6
9 VI	23,0	22,8	23,5	24,7	19,8	20,3	18,1	25,6	22,5	23,4	12,6	5,7	0,4	6,2	6,2	6,2
10 VI	22,8	22,8	24,7	25,6	21,3	22,1	19,2	26,0	24,6	24,7	12,3	7,1	1,5	6,8	6,8	6,8
11 VI <sup>2</sup>	20,3	21,4	19,8	21,3	17,7	17,7	16,0	22,1	20,2	23,2	8,8	4,7	3,1	7,2	7,2	7,2
12 VI	21,3	23,4	18,5	20,0	18,3	18,9	15,2	20,3	17,7	21,6	8,8	3,9	3,9	7,4	7,4	7,4

<sup>1</sup> 1—2 VI началось зеленеение ростовых почек у берез, 4—5 VI — набухание почек у елей.

<sup>2</sup> 8 VI листья у берез полностью распустились, 9—10 VI началось цветение берез, 11 VI хвоя у елей распустилась и начался рост побегов.

<sup>3</sup> Диаметры стволов (д.) в см; термометры вставлены в середину ствола.

Зная из литературы, что фенологические опыты по изучению распускания листьев часто проводятся на срезанных ветвях (Żelawski, 1954; Туманов и Красавцев, 1955; Mc Millan, 1957), мы тоже провели такие исследования при различном температурном режиме. Опыты проводились в январе—апреле.<sup>1</sup>

Срезанные ветви погружались в колбы с водой; воду меняли через день; срезы на ветвях обновлялись через день. Рядом с подопытными ветвями устанавливались термографы, гигрографы и термометры. Освещение было дневным (от окна) или искусственным (от электрической лампы мощностью в 300 ватт). По влажности воздуха во время опытов были только два варианта — 25—35%, и 65—75%: последний уровень влажности воздуха близок к тому, при котором происходит зеленение почек и

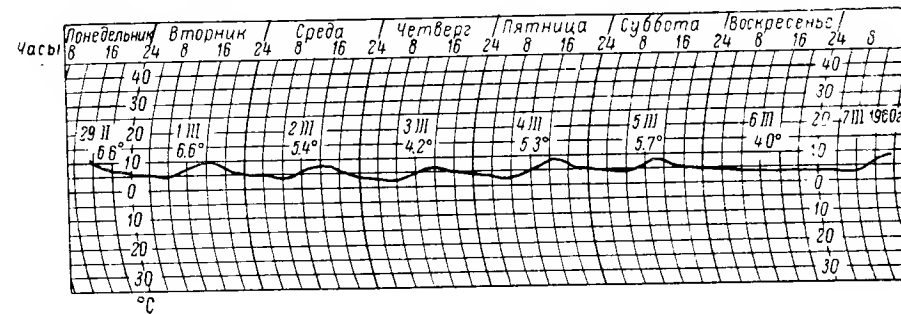


Рис. 1. Кривая минимальных температур, при которых начинается зеленение почек у березовых и набухание почек у еловых ветвей в лабораторных условиях. Под датами — средние суточные температуры. Запись на ленте термографа-самописца.

распускание листьев в естественных условиях. На прохождение фенофаз влияли прежде всего тепловые условия и в очень слабой степени влажность воздуха. При влажности воздуха в 25—35% при прочих равных условиях происходила задержка в прохождении фенофаз на 1—2 дня. Совсем не было заметно влияния двух вышеуказанных видов освещения.

Рассмотрим влияние температуры на наступление некоторых фенофаз. На рис. 1 представлена недельная лента термографа-самописца. Здесь изображена найденная экспериментальным путем кривая критических минимальных температур, при которых начиналось зеленение почек у берез и набухание почек у елей.<sup>2</sup> Получена эта кривая следующим образом. Первоначально температурный режим был установлен на 2.0—3.5° ниже, чем в окончательном варианте (рис. 1), так что почная минимальная температура была близка к 0°, а дневная не превышала 5—6°. При этой температуре зеленение почек не происходило даже после трехнедельного выдерживания ветвей в таких условиях. Затем температура повышалась на 1.0, на 1.5—2.0° и т. д. до тех пор, пока не начиналось зеленение березовых и набухание еловых почек. Когда была найдена та критическая минимальная температура, при которой происходило набухание и зеленение почек, мы произвели дополнительную проверку. При этом температурном режиме выдерживались и те подопытные ветви, которые уже стояли раньше, и вновь срезанные ветви. Во всех случаях наблюдалось одно и то же, при более низком, чем на рис. 1 расположении температурной кривой, зеленение березовых и набухания еловых почек не происходило. Дневная температура в окончательном варианте (рис. 1)

<sup>1</sup> Период органического покоя у березы извилистой оканчивается в ноябре—декабре (Медведев, 1961).

<sup>2</sup> О прохождении фенофаз у елей мы будем говорить ниже. Температура ветвей и воздуха в условиях нашего опыта была одинаковой. Поэтому в дальнейшем, описывая этот опыт, под словом «температура» мы будем подразумевать температуру ветвей.

ТАБЛИЦА 2

Метеорологические условия и температура берез и елей при распускании листьев в хвой и

Дата	Температура деревьев (в °C):						Температура воздуха (в °C)			Относительная влажность воздуха (в %)	Температура почвы на глубине 20 см (в °C)	Облачность (в баллах)
	береза № 1 (ср. = 9)	береза № 2 (ср. = 10)	береза № 3 (ср. = 12)	береза № 4 (ср. = 18)	береза № 2 (ср. = 20)	береза № 3 (ср. = 35)	средняя	дневная	ночная			
21 V	10,8	10,2	10,5	9,3	8,6	8,7	11,1	8,5	9,5	95	19	6
22 V	11,4	11,0	11,4	10,9	12,3	13,2	11,7	11,2	12,7	90	16	2
23 V	11,9	12,0	12,3	11,9	12,3	13,2	11,7	11,2	12,7	90	16	2
24 V	18,2	18,9	18,3	16,8	16,6	15,6	18,6	14,4	22,1	87	16	2
25 V	19,0	19,9	19,7	17,7	17,9	16,6	20,3	16,6	22,8	84	16	2
26 V	17,7	19,5	17,7	16,7	16,7	15,1	19,2	13,5	18,8	91	16	2
27 V	10,5	10,7	10,3	10,3	10,7	10,7	10,7	11,5	20,4	94	16	2
28 V	17,5	19,0	18,3	15,3	14,6	13,7	20,3	15,8	22,8	87	16	2
29 V	19,0	19,9	19,7	17,7	17,9	16,6	20,3	16,6	22,8	87	16	2
30 V	18,2	18,9	18,3	16,8	16,6	15,6	18,6	14,4	22,1	87	16	2
31 V	11,9	12,0	12,3	11,9	12,3	13,2	11,7	11,2	12,7	90	16	2
1 VI	11,4	11,0	11,4	10,9	10,5	10,7	11,0	8,4	10,3	88	16	2
2 VI	10,8	10,2	10,5	9,3	8,6	8,7	11,1	8,5	9,5	95	19	6

<sup>1</sup> Зеленение ростовых почек у березы извилистой началось с 6 V, с 10. 11 V наблюдалось набухание почек у елей, но неблагоприятная погода и низкие температуры деревьев и воздуха тормозили разрывание листьев до 23—24 V, с 24 V началось дружное разрывание листьев у берез, которое закончилось 27 V, с 28 V началось цветение берез, с 1 V у освещенных елей началось распускание хвой, с 1—2 VI — цветение елей.

<sup>2</sup> Диаметры стволов (д.) в см; термометры вставлены в середину ствола.

равнялась в среднем  $8-9^{\circ}$ , т. е. довольно близка (на  $1-3^{\circ}$  выше) к той минимальной температуре, при которой начинается зеленение березовых и набухание еловых почек в естественных условиях. Средняя суточная температура колебалась от  $5.0$  до  $6.6^{\circ}$  (рис. 1). Зеленение березовых и набухание еловых почек при такой температуре начиналось через  $7-10$  дней. Распускания листьев не происходило, как бы долго не находились ветви в таких условиях. Но как только дневная температура поднималась до  $11^{\circ}$ , через несколько дней начиналось разворачивание листьев.

На рис. 2 изображена таким же путем экспериментально найденная кривая критических минимальных температур, при которых происходит разворачивание листьев березы. При более низком расположении температурной кривой распускание листьев не происходит. Дневная темпе-

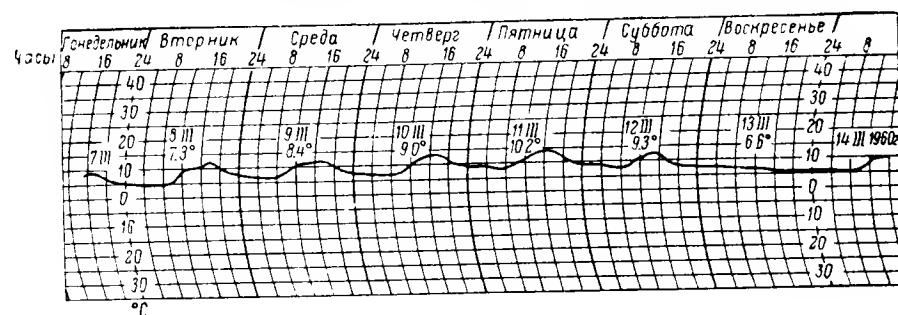


Рис. 2. Кривая минимальных температур, при которых начинается распускание листьев и хвои у березы и ели, а также их цветение в лабораторных условиях. Под датами — средние суточные температуры. Запись на ленте термографа-самописца.

ратура здесь только в течение  $2-3$  часов превышала  $11^{\circ}$ . Средняя суточная температура колебалась от  $6.6$  до  $10.2^{\circ}$ .

Таким образом, минимальная температура, при которой происходило зеленение почек и распускание листьев в искусственных условиях, почти не отличалась (была выше на  $1-2^{\circ}$ ) от той минимальной температуры, при которой растения в естественных условиях вступают в те же фазы.

Температура почвы при распускании листьев березы извилистой может колебаться от  $0^{\circ}$  до  $8-9^{\circ}$  (табл. 3, 4, 5). Следовательно, низкая температура почвы не препятствует распусканию ее листьев. Это явление нужно, видимо, рассматривать как приспособление растений к суровым условиям Заполярья: деревья «не ждут» прогревания почвы, которое обычно отстает от прогревания деревьев, и распускают листву, создавая аппарат для фотосинтеза. Часто бывает так, что листья разворачиваются даже у берез, находящихся еще в снегу. Обычно, это бывает в подветренных местах и на склонах северной экспозиции, где скапливается много снега. Так, вдоль террас, с подветренной стороны, в районе оз. Малый Вудъявр в течение зимы скапливается обычно большое количество снега — до  $3-4$  м. В 1959 г. листья на березах в Хибинах полностью распустились 8 июня, а вдоль террасы только 26—27 июня, причем березы эти еще находились в снегу. Температура почвы под снегом во время распускания листьев колебалась от  $-0.2$  до  $0.0^{\circ}$ , температура нижней части ствола, находившейся под снегом, равнялась  $0.0^{\circ}$ , температура ствола и ветвей над снегом равнялась  $16-18^{\circ}$ . Листья у этих берез были заметно мельче, чем у берез, распустившихся в нормальных условиях к 8 VI, и напоминали листочки, распустившиеся на срезанных ветвях в колбах. На склонах северной экспозиции березы тоже иногда начинают распускать листья, находясь еще в снегу. Но температура верхней части ствола и ветвей при этом в дневное время бывает не ниже  $11^{\circ}$ .

Распускание листьев деревьев по горному профилю от лесного пояса до одиноко стоящих берез в горной тундре начинается почти одновременно в безветренную солнечную погоду и с опозданием в  $1-3$  дня в ветреную погоду. Видимо, ветер не только охлаждает ветви и почки, но и в какой-то степени иссушает их, задерживая тем самым распускание листьев. В солнечную безветренную погоду березы с темно-серыми стволами в горной тундре могут распуститься быстрее, чем белоствольные или затененные березы в лесном поясе. В данном случае микроклиматический эффект, как и в период начала сокодвижения, оказывается более действенным, чем высотное положение в том или ином физико-географическом поясе.

Вместе с распусканием листьев или несколько дней спустя начинается цветение берез. Для зацветания берез нужна примерно такая же температура, как и для распускания листьев.

Набухание почек и распускание хвои у ели сибирской происходит на  $2-4$  дня позже, чем зеленение почек и распускание листьев у берез (табл. 3, 4, 5). Для набухания почек и распускания хвои у ели нужна примерно такая же температура, как и для зеленения почек и распускания листьев у берез (табл. 3, 4, 5). Поэтому мы не будем повторять того, что сказано выше по этому поводу. Опыты со срезанными еловыми ветвями, которые мы проводили одновременно с опытами с березовыми ветвями, показали, что набухание почек у елей наступало при той же температуре, что и зеленение почек березы (рис. 1), но на несколько дней позже. Распускание еловой хвои и рост побегов начинались при такой же температуре, что и распускание листьев березы (рис. 2), но на  $3-5$  дней позже.

Различия в сроках распускания хвои и роста побегов у елей по горному профилю больше зависят от микроклиматических различий между самими деревьями, чем от их высотного положения в том или ином физико-географическом поясе. Это понятно, если учесть, что освещенные солнцем ели у верхней границы лесного пояса или в березовом криволесье на  $3-6^{\circ}$  теплее затененных елей, расположенных на  $100-200$  м ниже. Эти микроклиматические различия хорошо заметны даже на одной и той же ели, особенно в солнечную погоду при температуре воздуха  $8-10^{\circ}$ .<sup>1</sup> На южной стороне дерева температура ветвей и хвои может достигать  $11-14^{\circ}$  и при этой температуре здесь начинается распускание хвои и рост побегов, а на северной, затененной стороне, температура ветвей и хвои будет равняться температуре воздуха  $-8-10^{\circ}$ . При этих условиях распускания хвои еще не произойдет. Поэтому у верхних границ лесного пояса, а не в нижних его частях, где освещение и меньше и равномернее, встречаются непропорционально развитые еловые кроны с густо разросшейся южной стороной. Утяжеленные еловые ветви обычно стелются по земле. Часто ветви эти окореняются и дают начало новым стволам.

Через  $3-10$  дней после начала роста еловых побегов начинается цветение ели. Для ее зацветания нужна примерно такая же температура, как и для распускания хвои и начала роста побегов.

Пожелтение листьев у берез начинается при довольно высокой температуре воздуха, почвы и деревьев (табл. 6). Из этой таблицы видно, что в 1958 г. пожелтение листьев предшествовали заморозки — 17 и 18 августа. После заморозков пожелтение было очень дружным. В литературе уже высказывались мнения, что осеннее раскрашивание листьев начинается после заморозков (Галахов, 1941; Шабаков, 1957). Но не всегда заморозки предшествуют пожелтению, о чем также говорится в вышеуказанных работах. В 1959 г. заморозков не было ни во второй половине июля, ни в первые двадцать дней августа, а пожелтение листьев началось с 4—5 августа. Причем 4—5 августа пожелтение было отмечено только на некоторых деревьях в лесном поясе, а в березовом криволесье, рас-

<sup>1</sup> У верхних границ леса такие температуры обычны.



положенном выше лесного пояса, первое пожелтение листьев было отмечено только 14 августа. Более внимательное и углубленное изучение метеорологических условий показывает, что в 1959 г. пожелтению листьев, видимо, тоже предшествовали заморозки на листьях самих растений. В результате температурной инверсии в ночь с 31 июля на 1 августа в низинах лесного пояса минимальная температура воздуха равнялась  $0.3-0.4^{\circ}$ , а выше по склонам —  $1-2^{\circ}$ . Наши наблюдения показали, что ночью при низкой, хотя и положительной температуре воздуха листья растений за счет лучеиспускания бывают холоднее воздуха на  $0.6-0.7^{\circ}$ . Вероятно, в низинах в ночь с 31 июля на 1 августа при температуре воздуха  $0.3-0.4^{\circ}$  температура листьев берез была отрицательной. Картина заморозков на листьях растений усложняется еще и тем, что листья одного и того же растения могут иметь и действительно имеют различную температуру. Известно, что лучеиспускание у тел, расположенных горизонтально, идет интенсивнее, чем у тел, находящихся в вертикальном положении. Поэтому листья, расположенные горизонтально, в безоблачные ночи имеют, видимо, более низкую температуру, чем листья, расположенные вертикально. Заметное понижение температуры листьев может обуславливаться и ветром: с наветренной стороны листья будут холоднее, чем с подветренной. В период старения листьев при низкой температуре воздуха эти микроклиматические отклонения могут играть существенную роль в их пожелтении. Подобными отклонениями и объясняется, видимо, тот факт, что на одном и том же дереве можно наблюдать одновременно и желтые и зеленые листья.

Пожелтение листьев в 1959 г. было постепенным, недружным: к 1 сентября только половина берез приняла осеннюю окраску. В 1960 г. весна

ТАБЛИЦА 6

Метеорологические условия и температура берез  
во время пожелтения листьев в Хибинах  
(Ботанический сад)

Дата	Температура деревьев (в °C) <sup>2</sup>				Температура воз- духа (в °C)			Относительная влажность воздуха (в %)	Температура почвы на глубине 20 см (в °C)	Облачность (в бал- лах)
	береза № 1 (д. = 9)	береза № 2 (д. = 10)	береза № 3 (д. = 12)	береза № 4 (д. = 12)	средняя	максималь- ная	минималь- ная			
1958 г.										
16 VIII	17.1	15.6	16.6	17.2	20.0	22.5	6.0	62	9.9	4
17 VIII	11.5	11.1	11.9	10.2	10.3	19.6	—0.9	56	10.2	8
18 VIII	7.5	6.7	9.9	10.9	10.0	20.8	—1.5	73	9.4	0
19 VIII <sup>1</sup>	10.3	12.9	9.2	7.9	9.8	16.5	0.0	78	8.7	2
20 VIII	14.1	13.0	14.5	15.0	14.6	17.0	1.5	76	8.4	3
1959 г.										
3 VIII	—	16.8	19.0	19.5	17.9	15.6	5.9	62	9.3	7
4 VIII <sup>1</sup>	—	15.6	15.3	15.6	15.6	20.5	13.6	85	9.8	10
5 VIII	—	18.9	20.0	20.9	19.6	20.3	14.7	67	10.4	9
6 VIII	—	16.2	17.1	16.5	16.2	21.2	10.7	87	10.8	9

<sup>1</sup> Начало пожелтения листьев берез.

<sup>2</sup> Диаметры стволов (д.) в см; термометры вставлены в середину ствола.

в Хибинах была ранней: сокодвижение и распускание листьев началось на 2—3 недели раньше обычных сроков. Затем в течение примерно четырех недель (с двадцатых чисел июня до конца июля) стояла необычно жаркая, бездождная и сухая погода. Средняя суточная температура воздуха равнялась  $18-22^{\circ}$  (обычная температура этого времени  $11-13^{\circ}$ ); воздух тоже был очень сухим ( $25-35\%$  относительной влажности вместо обычных  $65-80\%$ ); листья, ветви и поверхности древесных стволов нагревались до  $30-35^{\circ}$ . В условиях такой погоды с 8—9 июля, т. е. примерно через шесть недель после распускания листьев, началось пожелтение их на некоторых березах. К 17—18 июля на некоторых из берез листья на 1/3 осыпались, но на многих не было ни одного желтого листа. Вторая волна пожелтения листьев у берез началась с 7—8 августа 1960 г. Этому предшествовал слабый заморозок в ночь с 3 на 4 августа.

В связи с вопросом о прекращении вегетации интересно следующее явление, наблюдаемое в Хибинах. В ложбинах и на склонах в лавинных конусах выноса в течение зимы обычно скапливается большое количество снега, который тает через 2—3 недели после того, как на окружающей территории снег уже растаял. Распускание листьев берез, находящихся в снегу, тоже задерживается. А в конце августа, когда лес и березовое криволесье становятся по-осеннему желтыми, эти участки с поздним распусканием листьев выделяются зелеными островами среди моря желтых берез. Листья у этих берез желтеют на одну-две недели позже.

Видимо, растения в течение многих веков как бы вырабатывали минимально необходимый вегетационный срок. И если неблагоприятные условия наступают раньше этого срока, то растение не прекращает своей вегетации. В конце же вегетационного периода любая незначительная причина — слабый заморозок, резкое колебание температуры, высокая дневная температура, засуха и т. д. — могут вызвать омертвление старого листа и пожелтение его.

Для Хибин минимальный вегетационный период равняется 8—9 неделям и по истечении этого срока листья у деревьев начинают желтеть как бы сами собой — в силу тех незначительных причин, о которых только что говорилось. Но иногда под влиянием особенно резких и суровых условий вегетационный период может сокращаться до 4—5 недель, как это было, например, в 1955 г.<sup>1</sup>

В связи с этим интересна работа Веттштейна (Wettstein, 1954), освещающая ход вегетации березы в зависимости от географической широты. В предгорьях австрийских Альп были высеяны семена берез из различных географических областей. По истечении определенного срока было обнаружено, что березы из семян более северного происхождения ( $66^{\circ}20'$  с.ш.) раньше распускают листья, чем березы более южного происхождения. В начале июля листья у берез северного происхождения уже желтеют, а в августе опадают.

Все вышесказанное позволяет сделать следующие выводы.

1. Для наступления и прохождения той или иной фазы фенофаза необходима определенная минимальная температура тела растения; при более низкой температуре не может начаться эта фенофаза.

2. Сокодвижение у берез начинается во второй половине апреля — начале мая, после того как в течение трех-четырех дней березовые стволы нагреваются до положительной температуры. Для начала сокодвижения необходим температурный градиент между подземной и надземной частями дерева не менее  $5^{\circ}$  (температура корней и нижней части ствола, находящейся под снегом, не ниже  $-0.2^{\circ}$  и температура верхней, находящейся над снегом части ствола, не ниже  $5.0^{\circ}$ ). В дальнейшем для продолжения сокодвижения температурный градиент может быть гораздо

<sup>1</sup> В 1955 г. листья у берез распустились только к 7—8 июля, пожелтение началось 9—10 августа.

меньше (за счет понижения температуры ствола), но не менее  $0.3-0.5^{\circ}$ . Понижение температуры почвы или части ствола, находящейся под снегом, ниже  $-0.2^{\circ}$  ведет к прекращению сокодвижения. Выделение сока из ветвей начинается на несколько часов или несколько дней (в зависимости от погоды) позже, чем из ствола; температура ветвей к началу сокодвижения бывает не ниже  $3-4^{\circ}$ . В дальнейшем для продолжения сокодвижения в ветвях температура их может быть ниже, но не менее  $0.2-0.0^{\circ}$ .

3. Зеленение почек у березы и набухание почек у ели начинается при средней суточной температуре растений  $3-5^{\circ}$ , но дневная температура должна при этом хотя бы в течение  $3-4$  часов равняться  $5-7^{\circ}$ . При таких условиях через  $5-7$  дней начинается зеленение березовых и набухание еловых почек. Ночные заморозки не препятствуют наступлению этой фазы.

Распускание листьев у берез и хвоя у елей начинается уже при средней суточной температуре  $7.3-9.0^{\circ}$ , но дневная температура должна при этом в течение  $8-10$  дней (не менее  $3-4$  часов в день) равняться или несколько превышать  $11^{\circ}$ . Если температура растений (стволов и особенно ветвей) будет в дневное время ниже  $11^{\circ}$ , то распускания листьев у березы и хвоя у ели не произойдет. При высокой температуре ( $16-19^{\circ}$ ) от начала зеленения почек до распускания листьев может пройти всего  $7-8$  дней. Низкая температура почвы (но не ниже  $-0.2^{\circ}$ ) и наличие снега не являются абсолютным препятствием для распускания листьев березы, но задерживают наступление этой фазы на  $2-3$  недели.

Зацветание березы происходит одновременно или через несколько дней после распускания ее листьев, но при такой же температуре.

Ель на  $2-4$  дня отстает в развитии от прохождения фаз у березы.

4. После окончания вегетационного периода, который в каждом месте для каждого растения является более или менее определенной величиной, любая незначительная причина (слабый заморозок, резкое колебание температуры и т. д.) может вызвать пожелтение старых листьев.

5. Температура растения обуславливается многими метеорологическими и биологическими факторами и это создает многочисленные микроклиматические варианты и отклонения, которые имеют большое влияние на сроки вегетации особенно в условиях Крайнего Севера.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Батманов В. А. (1934). Биоклиматическая карта Урала (Весеннее развитие растительности).— Бейдемал И. Н. (1954). Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях.— Бутакова А. С. (1945). Связь зимних и весенних атмосферных процессов с весенним развитием растительности в европейской части Советского Союза. Изв. Всес. географ. общ., 77, 6.— Галахов Н. Н. (1938). Осенняя раскраска листвы и листопад. Бот. журн., 3.— Галахов Н. Н. (1941). Аспекты осени на европейском континенте. Изв. Всес. географ. общ., 73, 2.— Долгошов В. Н. (1957). Зеленение растений. Природа, 4.— Календарь природы СССР. (1949). Кн. II.— Календарь русской природы. (1948). Кн. I.— Кожевников А. В. (1926). Весеннее движение сока у деревьев. Листки биостанц. юн. натуралист. им. К. А. Тимирязева, 2.— Крючков В. В. (1960). О микроклимате растений. Бот. журн., 3.— Медведев П. М. (1961). О вынужденном покое у растений Хибин. Бот. журн., 1.— Остроумов С. А. (1957). Влияние температуры воздуха, суммы осадков и числа пасмурных дней на продолжительность фаз у основных растений полевой культуры. Сообщ. первое. Уч. зап. Иркутск. филанс.-экон. инст., 4.— Семенов-Тянь-Шанский О. П. (1947). Опыт изучения хода фенологических процессов в Мурманской области. Изв. Всес. географ. общ., 79, 1.— Туманов Н. Н., О. А. Красавцев. (1955). Морозостойкость древесных растений. Физиол. раст., 2, 4.— Шабанов М. А. (1957). Сентябрь в Саратовской области. Природа, 9.— Шиголов А. А. (1957). Исследование темпов развития растений. Географ. сборн., 9.— Шиголов А. А. и А. П. Шиманюк. (1949). Сезонное развитие природы европейской части СССР.— Цербиповский Н. С. (1954). Сезонные явления в природе.— Mándy G., I. Kágráti. (1958). Fafajok rügyfakadási hőigényének meghatározása. Időjárás, 62, 5.— Mc Millan C. (1957). Nature of the plant community. IV. Phenological varia-

tion within five woodland communities under controlled temperatures. Amer. Journ. Bot., 44., 2.— Sanson J. (1954). Températures de la biosphère et dates de floraison des végétaux. Météorologie, 36.— Tamás P. (1959). Über die Ursachen der Zusammenhänge zwischen Temperaturgestaltung und Aufblühdaten von Obstgehölzen sowie über die Temperaturempfindlichkeit der Pflanzen. Züchter, 29, 2.— Wettstein W. (1954). Vegetationsverlauf der Birke (*Betula verrucosa* Ehrh.) in Abhängigkeit in der geographischen Breite. Festschrift für Erwin Aichinger, 1.— Zelawski W. (1954). Czynniki termiczny i świetlny w okresie budzenia się paczków drzew na wiosnę. Sylwan, 98, 6.

Полярно-альпийский  
ботанический сад  
Кольского филиала  
Академии наук СССР,  
г. Кировск Мурманской области.

(Получено 23 I 1961).

#### DEPENDENCE OF PHYTOPHENOLOGICAL STAGES IN BIRCH AND SPRUCE ON THE TEMPERATURE OF THE TREES

By V. V. Kriuchkov

#### SUMMARY

On the basis of his four years' observations of the course of phytophenological stages in *Betula tortuosa* Ldb. and *Picea obovata* Ldb. as related to the meteorological conditions and the temperature of the trees, the author arrives at a conclusion that a certain definite minimal temperature of the plant itself is required for the onset and normal course of each phytophenological stage. The sap flow in the birch can not start unless the temperature of the roots and the lower part of the trunk (below the surface of the snow) is above  $-0.2^{\circ}\text{C}$  and that of the upper part of the trunk is above  $+4.8^{\circ}-+5.0^{\circ}\text{C}$ .

The unfolding of the leaves in the birch and of the needles in the spruce begins only after the day temperatures of tree trunks and branches have reached or even slightly exceeded  $+11^{\circ}\text{C}$  during eight or nine days for at least three or four hours every day. After the end of the vegetative period any minor cause, such as a weak night frost, an abrupt change of temperature and the like may lead to necrobiosis and yellowing of the old leaves.

Ф. Г. Мина

# О ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПОЧЕК В СВЯЗИ С СЕКСУАЛИЗАЦИЕЙ У ЛЕСНЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

С 1 рисунком

(Получено 18 V 1961)

В образовании плодов и семян древесных растений ведущее значение имеют условия заложения и развития почек, дающих в системе ветвления кроны побеги разного типа. Ввиду того, что большинство из лесных пород являются раздельнополоыми, необходимо иметь ясное представление о характере их сексуализации как основном факторе, определяющем плодonoшение. При этом главное значение имеет выяснение условий, при которых происходит заложение, формирование и развитие органов на побегах.

Известно, что моменту созревания семян предшествует длительное развитие, включающее смену ряда этапов: 1) заложение и развитие эмбриональных органов в почках; 2) распускание почек, цветение и оплодотворение; 3) формирование и созревание плодов и семян. Эти большие этапы или периоды в жизни растения всегда привлекали внимание исследователей. Наибольший успех при этом достигнут в изучении двух последних периодов, первый же исследован значительно слабее.

Между тем, как показывают результаты исследований, условия эмбриональной жизни побега имеют наиболее важное значение в создании конечного урожая плодов и семян. Именно от прохождения этого этапа зависит осуществление всех последующих процессов развития, определяющих плодonoшение. Пбо все множество различных вновь возникающих побегов, пополняющих ежегодно крону дерева, представляет собой результат воздействия внешних и внутренних факторов, проявляющихся еще в почке.

Выделение различных этапов в общей последовательности заложения системы органов в почке, как и построение всякой классификации, мы считаем возможным производить только на основе определенного принципа.

На наш взгляд, наиболее отвечают таким требованиям представления Д. А. Сабина о процессах развития почек.

По мнению Сабина, явления морфогенеза необходимо рассматривать с точки зрения единства происхождения органов, и в связи с этим образование каждого нового листового зачатка можно рассматривать как элементарный этап развития, обусловленный наследственными особенностями организма и в очень большой степени зависящий от внешней среды.

Изучение элементарных этапов развития помогает охарактеризовать степень его интенсивности, которую можно выразить числом зачатков, появившихся в единицу времени.

На примере опытов с минеральными удобрениями Сабина показал, как могут быть сделаны неправильные выводы о темпах развития растений, если для оценки их состояния пользоваться лишь данными о фазах развития, обычно отмечаемых при фенологических наблюдениях. Такие наблюдения не могут обеспечить понимания сущности изучаемых явлений без привлечения дополнительных показателей о скорости морфогенеза (Сабина, 1949).

В последнее время вопросам морфогенеза были посвящены широкие исследования многих советских авторов, о чем можно судить по докладам, заслушанным на специальном совещании в Московском университете в ноябре 1959 г. (Морфогенез растений, 1961). Работы зарубежных ученых в этом направлении отражены в недавно вышедшей монографии Синнота (Sinnott, 1960).

К сожалению, в поле внимания подавляющего большинства авторов, изучающих морфогенез, находятся преимущественно представители травянистой растительности. Древесные растения изучены значительно слабее.

В Институте леса АН СССР (1949—1957 гг.) и в Институте леса и древесины АН СССР (1957—1959 гг.) проводились исследования ряда древесных пород.

На примере изучения дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), ели европейской (*Picea excelsa* Link), отчасти кедра сибирского (*Pinus sibirica* Mayr.) и сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) было показано, что развитие зачаточного побега осуществляется путем смены ряда этапов, что разные породы различаются по характеру органов, образующихся на каждом этапе, по числу отдельных сменяющих друг друга этапов и по продолжительности каждого из них.

Условием началом развития каждой почки считать появление в конусе нарастания будущих покровных чешуй, которые становятся видимыми невооруженным глазом только летом будущего года (т. е. через 7—9 месяцев после начала их заложения).

Все то время, в течение которого происходит заложение чешуй, с момента обнаружения с помощью микроскопа первых из них осенью предыдущего года и до прекращения заложения их в конусе нарастания, мы считаем первым этапом развития почки. Продолжительность этого этапа бывает неодинакова у древесных растений различных видов и колеблется в зависимости от погоды.

Наступление второго, третьего и последующих этапов отмечается появлением в конусе нарастания зачатков новых систем органов, листовых или цветочных, в зависимости от того, в каком направлении идет развитие почки, в вегетативном или генеративном (Мина, 1954, 1960). Подобная же картина развития почки древесных показана в работах других авторов (Астапова, 1954; Артюшенко и Соколов, 1955, 1958; Романов, 1957; Михалева, 1960; Челябинова и Никитская, 1961).

Известно, что появление в конусе нарастания почки каждого нового зачатка обязано деятельности верхушечной (апикальной) меристемы, которая ритмически отделяет все новые и новые участки активно делящихся клеток, обеспечивающих появление бугорков — новых образований; из них со временем дифференцируются соответствующие органы.

Апикальная меристема состоит из нескольких зон, отличающихся друг от друга гистологическими и физиологическими признаками.

При помощи авторентгенограмм (в опытах с дачей меченого фосфора) обнаружены очаги накопления метаболитов в местах, соответствующих участкам заложения листьев. Обращает на себя внимание то, что при заложении чешуек этого не наблюдается (Both и др., 1959). Зоны делящихся клеток отличаются от других зон усиленным белковым синтезом, повышенным отношением белкового азота к общему (Steward и др., 1954).

Характерным для всей верхушечной меристемы является высокая интенсивность дыхания (Sunderland и др., 1957) большое содержание здесь пуклевых кислот, изменяющееся на протяжении годичного цикла развития почки (Цельникер, 1950; Сабина, 1957; Сатарова, 1958, и др.).

Обобщение обширных исследований, посвященных аспекту, приводит к заключению, что меристематическая активность в конусе нарастания связана с распределением метаболитов в отдельных зонах меристемы. После известного периода гомогенности, в верхушечной меристеме в ре-

зультате процессов диффузии и химических реакций возникает деление на гистологические зоны, в которых протекают процессы дифференциации, приводящие к созданию соответствующих «форм» или, как принято теперь называть, «узоров» (pattern). Важную роль в явлениях морфогенеза играют специфические метаболиты и их локализация в конусе нарастания.

Ввиду того что при этом большую роль играет функциональная деятельность листьев, снабжение метаболитами в критический момент развития отражается на деятельности апикальной меристемы, тогда возможны изменения в морфогенезе (Wardlaw, 1955, 1956). Вообще же верхушку побега можно рассматривать как относительно самостоятельный орган, регулирующий организацию всего растения.<sup>1</sup> К такому заключению приходят авторы, проводившие опыты с частичной изоляцией вершины конуса нарастания от периферических частей путем продольных сечений. Несмотря на такие операции, верхушечная меристема, питаемая растением через центральную стержневую меристему, продолжает функционировать и давать новые зачатки органов (Ball, 1952; Wardlaw, 1952; Loiseau, 1960).

Но самым убедительным доказательством известной независимости апекса являются изумительные факты искусственного образования растений нормальной формы, путем культуры тканей (Gautheret, 1942; Бутенко, 1960).

Обращаясь к характеристике конуса нарастания, необходимо заметить, что состояние верхушечной меристемы не постоянно в течение года. Летом, в период максимальной активности, ясно выступает гетерогенность отдельных зон меристемы, особенно хорошо различимая у почек хвойных.

Наоборот, зимой, в период покоя, все зоны верхушечной меристемы приобретают минимальные размеры, митозы почти исчезают, клетки становятся менее тургесцентными, вакуоли менее крупными, чем во время роста. Однако характерные черты, свойственные разным зонам, остаются прежними.

Изменения, которые претерпевает верхушечная меристема в годичном цикле развития, естественно отражаются на всем облике и размерах апекса, что устанавливается обычно путем измерения его высоты и диаметра основания (Кемп, 1943; Sacher, 1954). Это ясно обнаружилось и в почках изучаемых нами пород.

На рисунке видно, что размеры верхушечной меристемы кедрового и сосны обыкновенной уменьшаются к концу лета. Изменение ее высоты при этом более заметно, чем диаметра основания. Кроме того, бросается в глаза разница размеров апекса у этих двух пород. Все измерения высоты и диаметра верхушечной меристемы, проведенные в разные сроки развития почки, показывали всегда заметное преобладание ее размеров у сосны по сравнению с кедром.

Однако необходимо подчеркнуть, что такая разница относится только к апексу удлиненных побегов. Размеры апекса укороченных побегов имеют обратное соотношение: они почти в два раза больше у укороченных побегов кедрового, чем у сосны обыкновенной (табл. 1).

Приведенные в таблице цифры интересно сопоставить с морфогенетической активностью верхушечной меристемы, о которой можно судить по числу формируемых ею в конусе нарастания образований, укороченных побегов или листьев (пгх хвоя).

Верхушечная меристема удлиненных побегов, сравнимых по их положению в кроне, у сосны обыкновенной, как правило, образует значи-

<sup>1</sup> Следует отметить, что в статье Е. Г. Минина не отражены некоторые особенности процесса сексуализации: значение целостности растительного организма (взаимодействие органов, в частности листьев и точек роста), роль листьев в генеративном развитии (явление фотопериодизма) и т. д. (Примечание редакции).

ТАБЛИЦА 1  
Высота ( $h$ ) и диаметр ( $d$ ) верхушечной меристемы почек удлиненных и укороченных побегов в августе у одновозрастных экземпляров кедрового и сосны обыкновенной

Вид	Размеры в микронах					
	удлиненные побеги			укороченные побеги		
	$h$	$d$	$h:d$	$h$	$d$	$h:d$
Кедр сибирский . . . . .	85	289	1:3.4	114	229	1:2.0
Сосна обыкновенная . . . . .	200	433	1:2.1	74	152	1:2.1

тельно больше укороченных побегов (153), чем у кедрового (55). Мы исследовали побеги 2-го порядка, второй мутовки сверху. Вполне возможно предположить, что размеры верхушечной меристемы имеют решающее значение для численности вновь закладывающихся органов. Расхождение определенных участков меристемы на образовании новых зачатков в конусе нарастания происходит более интенсивно в почках, имеющих крупный апекс. В таких почках активнее протекают процессы роста и обмена, они также богаче соединениями, участвующими в процессах морфогенеза.

Подобные же зависимости имеются и в почках разной степени сексуализации.

Образование мужских и женских зачатков в почках рассматриваемых пород при нормальных условиях происходит с разрывом во времени и строго локализовано. Мужские колоски закладываются в конце вегетационного периода и всегда в нижней части оси зачаточного побега.

Женские шишки закладываются позднее мужских и, как правило, только в верхней части побега, выше укороченных побегов, в непосредственной близости к зачаточным почкам, дающим весной удлиненные побеги мутовки. Исходные размеры верхушечной меристемы здесь крупнее, чем в почках укороченных побегов.

Подобные же зависимости установлены и для других древесных пород, побеги которых не имеют резких переходов по длине. Мужские соцветия образуются в местах умеренного роста, женские наоборот, — в местах усиленного роста.

Известно, что у плагиотропно растущих доминирующих ветвей или верхушечные побеги самые длинные. Остальные, расположенные ниже по оси ветви, имеют меньшие размеры.

Почки на побегах или строго специализированы: одни из них дают женские шишки, другие — мужские колоски, третьи — ростовые побеги. При этом различия в характере сексуализации почек тесно связаны



Сезонные изменения верхушечной меристемы кедрового (А) и сосны обыкновенной (В). (Фиг. 56).

1 — июнь; 2 — июль; 3 — август; 4 — сентябрь;  
а — чешуйка; б — молодая чешуйка;  
h — высота апекса; d — диаметр апекса.

с размерами побега. Дифференциация закладывшихся в конусе нарастания бугорков в макроспорофиллы происходит только у относительно хорошо растущих побегов, имеющих большое число листьев. К таковым относятся побеги низших порядков ветвления, обладающие верхушечной меристемой значительно более крупной, чем у побегов высоких порядков, на которых происходит дифференциация мужских спорофиллов (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Высота ( $h$ ) и диаметр ( $d$ ) верхушечной меристемы мужских (м.) и женских (ж.) побегов у ели европейской

	Размеры в микронах					
	$h$		$d$		$h:d$	
	м.	ж.	м.	ж.	м.	ж.
Июнь . . . . .	26,0	36,2	22,0	24,0	1,1:1	1,5:1
Июль . . . . .	36,0	40,0	35,0	38,2	1,1:1	1,1:1
Август . . . . .	58,0	77,0	35,0	53,0	1,7:1	1,5:1

Из приведенной таблицы видно, что высота и диаметр верхушечной меристемы у побегов, дающих мужские колоски, во всех случаях меньше, чем у женских побегов. Эти различия сохраняются в течение всего вегетационного периода, вплоть до начала дифференциации спорофиллов в августе.

Важно отметить, что у почек, имеющих крупный апекс, интенсивность развития выше, в них быстрее закладываются зачатки новых органов, чем в почках с уменьшенными размерами апекса. В этом можно убедиться

ТАБЛИЦА 3  
Интенсивность развития почек разного пола у ели европейской

Этапы формирования почек	Полы	
	мужские	женские
	число зачатков, образующихся за 1 сутки	
Заложение кроющих чешуй . . . . .	1,0	1,4
Заложение пгд хвоя (листьев) . . . .	1,7	2,4

Путем учета элементарных актов развития — количества зачатков, появляющихся в конусе нарастания в единицу времени (табл. 3). Уже в первую половину лета, во время заложения кроющих чешуй, можно видеть разницу в интенсивности развития женских и мужских почек. За одни сутки в первых закладывается больше бугорков, следовательно быстрее идет пролиферация клеток, чем в мужских почках. Эта разница еще сильнее проявляется на втором этапе формирования почки — во время заложения пгд хвоя.

Приведенные данные позволяют заключить о четкой зависимости характера сексуализации от ростовых способностей побегов и почек. Женские образования закладываются в почках интенсивно растущих, о чем говорят размеры верхушечной меристемы и число зачатков, образующихся в единицу времени. Последнее свидетельствует и о высоком темпе развития конуса нарастания почек, сексуализирующихся в женском направлении.

В росте отдельных побегов в системе ветвления дерева, как известно, проявляются корреляции, связанные с взаимным влиянием разных побегов. Побег, занимающий центральное, верхушечное положение, как правило, до известного возраста оказывает тормозящее влияние на рост прилежащих побегов. Взаимным связям между ростом отдельных побегов и органов посвящена обширная и разнообразная литература.

Среди множества материалов по проблеме корреляций особенно большой интерес представляют данные, относящиеся к почкам. Оказывается, все органы, имеющиеся в почке, уже связаны друг с другом определенными коррелятивными связями. При нарушении этих связей возникают глубокие изменения в структуре почки, нарушается закономерная смена этапов морфогенеза (Досталь, 1956).

В настоящее время существует несколько гипотез о механизме коррелятивных зависимостей, проявляющихся при росте побегов. Объединяющей идеей, свойственной всем этим гипотезам, служит признание центральной роли ростовых веществ. К последним, как теперь известно, относятся не только соединения типа ауксинов, но и другие вещества, синтезирующиеся в почках.

Принимая во внимание изложенные выше данные о связи процессов роста и сексуализации почек, мы считаем возможным предположить, что при сложных процессах синтеза, ведущих к накоплению ростовых веществ, образуются соединения, играющие роль в формировании половых признаков и что именно в почках, начиная с ранних этапов их развития, определяется характер сексуализации репродуктивных органов.

С этой точки зрения исключительного внимания заслуживает монография Камю, посвященная изучению роли почек в явлениях морфогенеза (Camus, 1949). Пользуясь новейшими и физиологическими и биохимическими методами исследований (культура тканей, прививки, хроматография) с последующим гистологическим анализом, этот ученый стремился доказать, что почки представляют собой «центры организации всего растения». В них сосредоточиваются реакции синтеза и выделения секретов, обуславливающих процессы роста, морфогенеза, создание проводящей системы и образование корневой меристемы. Именно отсюда гормональные вещества начинают свою полярную циркуляцию по растению в направлении листья—корни, здесь определяются коррелятивные связи между отдельными частями растения.

Исследования Камю, проводимые на основе воззрений Готтрэ о гормональном характере явлений морфогенеза, подтверждают идеи Страсбургера, Поста и некоторых других ученых конца прошлого века, которые считали, что почки являются источником потока особых веществ, устремляющихся при прорастании вниз по растению и регулирующих деятельность камбия.

В настоящее время знания о гормональных соединениях растений являются более определенными. Установлена химическая природа некоторых из них.

По концепции Д. А. Сабина (1940), основанной на разнообразном фактическом материале, в сексуализации растений огромную роль играют различные метаболиты, в частности вещества гормонального типа. Эта концепция отчасти подтверждается результатами исследования пола у низших растительных организмов (водорослей, грибов), «половые» вещества которых частично выделены и идентифицированы.

Сложная организация высших, особенно древесных растений, создает особенно большие трудности для решения рассматриваемой проблемы. Однако современный уровень знаний и применяемые теперь методы исследования позволяют быть уверенным в том, что внутренние причины образования цветков разного пола, т. е. основных элементов, определяющих плодоношение, и у древесных пород будут выяснены в ближайшие годы.

В заключение приношу глубокую благодарность А. Ф. Правдину за ценные советы при выполнении этой работы.

## ЛИТЕРАТУРА

- Артюшенко З. Т. и С. Я. Соколов. (1955). Формирование почек и развитие годичных побегов у некоторых древесных пород. Сообщ. 1. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 6. 4. — Артюшенко З. Т. и С. Я. Соколов. (1958). Форми-

рование почек и развитие годичных побегов у некоторых древесных и кустарниковых пород. Сообщ. 2. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 6. 6. — Астапова Т. Н. (1954). Рост и формирование побегов дуба в лесах Подмосковья. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст., 37, 2. — Бутенко Р. Г. (1960). Применение метода культуры изолированных верхушечных почек для изучения процесса роста и органогенеза растений. Физиол. раст., 7, 6. — Досталь Р. (1956). Значение коррелятивных влияний корней и листьев в морфогенезе растений. Физиол. раст., 3, 4. — Минина Е. Г. (1954). Биологические основы цветения и плодоношения дуба. Тр. Инст. леса. АН СССР, 17. — Минина Е. Г. (1960). Определение пола у лесных древесных растений. Тр. Инст. леса АН СССР, 47. — Михалевская О. Б. (1960). О биологии кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.) на Камчатке. Научн. докл. высш. школы, 3, биол. науки. — Морфогенез растений. (1961). Тр. совещ. по морфогенезу раст. 12—17 ноября 1959 г., 1 и 2. — Ромашев Н. В. (1957). Закономерности плодоношения дуба и практические рекомендации лесохозяйственному производству. Бот. журн., 1. — Ростовцева З. П. (1961). Некоторые признаки дифференциации клеток верхушечной меристемы. В кн.: Морфогенез растений, 2. — Сабинин Д. А. (1940). Минеральное питание растений. — Сабинин Д. А. (1957). О ритмичности строения и роста растений. Бот. журн., 7. — Сатарова Н. А. (1958). К характеристике покоя и нуклеинового обмена у некоторых цветочных культур. Физиол. раст., 5, 5. — Целыникер Ю. Л. (1950). К вопросу о физиологических причинах ритмичности роста у деревьев. Бот. журн., 5. — Челыпина А. И., К. И. Пикитская. (1961). Органогенез и особенности роста и развития годичных побегов и цветочных почек у разных типов древесных и кустарниковых растений. В кн.: Морфогенез растений, 2. — Ball E. (1952). Morphogenesis of Shoots after Isolation of the Shoot apex of *Lupinus albus* L. Amer. Journ. Bot., 39, 3. — Booth A., E. G. Cutter, S. N. Postlethwait, B. R. Voelles, P. T. Wareing. (1959). Use of radioactive tracers in studies of the Shoot apex. Nature, 183, 4675. — Camus G. (1949). Recherches sur le rôle des bourgeons dans les phénomènes de morphogénèse. Rev. de cytolog. et de biolog. végétales., XI, 1—11. — Gautheret R. I. (1942). Manual technique de culture des tissue vegetaux. — Guerindon A. (1954). La mise en évidence et le fonctionnement de l'aneau initial chez des plantules de *Pinus maritima* Poir. Compt. R. d. Sci., de l'Acad. des Sci., 22, 239 : 1526—1529. — Kemp M. (1943). Morphological and ontogenetic Studies on Torrey *Californica*. I. The vegetative apex of the megasporangiate tree. Amer. Journ. Bot., 30, 7 : 509—517. — Loiseau J. E. (1960). Application des techniques de microchirurgie a l'étude expérimentale des méristèmes caulinares. L'année biolog., 36, F. 5—6 : 250—304. — Sachser J. A. (1954). Structure and Seasonal activity of the Shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa*. Amer. Journ. of Bot., 41, 9. — Sinnott E. W. (1960). Plant morphogenesis. — Steward F. C., R. H. Wetmore, J. F. Thompson, L. P. Nitsch. (1954). A quantitative chromatographic study of nitrogenous components of shoot apices. Amer. Journ. of Bot., 41, 2 : 123—134. — Sunderland N., J. K. Heyes, R. Brown. (1957). Protein and respiration in the apical region of the Shoot of *Lupinus albus*. Journ. Exp. Bot., 22 : 55—70. — Wardlaw C. W. (1952). The effect of Isolation the Apical Meristeme. Phytomorphology, 2, 4. — Wardlaw C. W. (1955). The chemical concept of organization in plant. The new phytologist, 54, 3. — Wardlaw C. W. (1956). Generalizations on the apical meristem. Nature, 178, 4548.

г. Москва.

# ON THE DEVELOPMENT OF BUDS OF DIFFERENT SEXUAL DIFFERENTIATION IN FOREST TREES

By E. G. Minina

## SUMMARY

The sex of shoots in arboreous plants is determined at the earliest stages of bud development. It is recognized by the size of the apical meristem and the rate of bud development as determined by the number of primordia formed at the apex per unit of time (24 hours). These values are always higher in female buds as compared to male buds. It is assumed that some specific metabolic products play a significant role in the development of meristematic tissues determining the sex of the primordial shoots.

А. А. Ниценко

## ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ БОЛОТОВЕДЕНИЯ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

(Получено 2 VI 1961)

Между специалистами существуют заметные разногласия в отношении ряда основных понятий болотоведения и их классификации. Причины этого, очевидно, заключаются отчасти в спорности многих вопросов теоретической геоботаники и ландшафтоведения, частью же в особой сложности объекта. Сложность заключается, между прочим, и в том, что, хотя болотоведение исторически развилось как ветвь геоботаники, и большинство наших болотоведов — геоботаники, само болото все же явление не ботаническое, а ландшафтное. Поэтому, если геоботаники-лесоведы занимаются лесами — геоботанически однородной категорией, геоботаники-луговеды — лугами, и т. д., то болотоведам приходится изучать геоботанически разнородный тип ландшафта. Взаимоотношение же геоботанических и ландшафтных моментов в болотоведении не всегда легко уяснялось и уясняется.

Сложность заключается еще и в том, что для различных сторон и элементов болота как ландшафта приходится иметь свои особые классификации: классификацию единиц растительного покрова, торфов, типов залежи, комплексов, болотных биогеоценозов в целом, наконец, болотных массивов в целом — сочетаний биогеоценозов различного типа.

Задача настоящей статьи — дать краткий обзор существующих основных точек зрения и попытаться наметить, в чем коренятся узлы основных разногласий и в каких направлениях должна вестись разработка главных понятий болотоведения для их уточнения и приведения в систему.

Начнем с основного понятия — «болото». Как известно, оно до сих пор не однозначно у разных авторов, а в этом отношении, казалось бы, необходимо договориться. Если для некоторых второстепенных понятий требование точного определения иногда может иметь оттенок схоластики, то недопустимо, чтобы определение основного объекта болотоведения — болота, не было устоявшимся. Определений болота существует много, и я не буду приводить их, а лишь подчеркну основной общий момент и основное различие их. Общим во всех определениях без исключения является только указание в той или иной форме на избыток влаги как необходимый признак болота. Ряд других признаков, которые отмечаются в разных формулировках, является следствием данного (например, «влаголюбивая растительность», «соответственная растительность» и т. п.). Основной же момент расхождения — считать ли обязательным признаком болота наличие торфа. Спорить здесь трудно; ограничение понятий диктуется обычно не логикой, а традицией, привычкой в толковании, и зависит от договоренности. В конце концов, объем понятия такой, какой в него вкладывается, и логическому обоснованию может не поддаваться. Я и не буду пытаться что-нибудь доказать в этом отношении. Мне хотелось бы лишь сделать по этому поводу три замечания.

1. В широких кругах неболотоведов (а отчасти и болотоведов) почему-то господствует убеждение, что большинство болотоведов считает наличие торфа обязательным признаком всякого болота, и что это вопрос в общем



решенный. Между тем это вовсе не так. В. Н. Сукачев держался иной точки зрения: определяя болото (Сукачев, 1926), он писал, что оно характеризуется избытком влаги, иногда (курсив мой, — А. Н.) приводящим к накоплению растительных остатков в виде торфа. В. С. Доктуровский тоже разделял понятия болото и торфяник; он и книгу свою в первых изданиях озаглавил «Болота и торфяники» (Доктуровский, 1922), а в позднейших — «Торфяные болота» (Доктуровский, 1935), тем самым признавая, что болота могут быть и не торфяными. Не считали и не считают наличие торфа обязательным признаком болота также Г. П. Танфильев (1903), И. П. Вихляев (1914), А. П. Флеров (1914), А. Д. Дубах (1936), Е. М. Бранд (1940), Н. Я. Кац (1941), Н. П. Пьявченко (1945). Из авторов же, считающих наличие торфа обязательным для болота, можно назвать Р. П. Аболтина (1914), Д. А. Герасимова (1932), Ю. Д. Цинзерлинга (1938), П. Д. Богдановскую-Гненэф (1946), С. Н. Тюремнова (1949), В. Д. Лопатина (1954), Е. А. Галкину (1959). Уже из этого перечня видно соотношение сторонников той и другой точки зрения. Конечно, подобные вопросы меньше всего можно решать большинством голосов, но все же, очевидно, не следует и утверждать, будто большинство болотоведов считает непеременной особенностью болот наличие торфа. Притом часть авторов из второй группы говорит не о торфе, а о торфообразовании (Богдановская-Гненэф, Тюремнов), а это не одно и то же.

2. Я полагаю, что следует по возможности не придавать геоботаническим и другим специальным терминам иной смысл, нежели тот, который они имеют в обиходном языке. И с этой точки зрения представляются совершенно убедительными соображения Пьявченко о том, что понятие болота возникло гораздо раньше понятия торф и в обычном понимании не включало и не включает обязательного наличия торфа.

3. Мне всегда казалось достаточным определение болота как ландшафта суши, основные особенности которого сложились и складываются под влиянием избытка влаги как ведущего фактора. Избыток влаги может определять все основные черты ландшафта, но проявляться не в торфообразовании, а, скажем, в накоплении плодородных отложений. Очевидно, источник представления о торфе как неперемennom атрибуте всякого болота лежит в том, что болотоведение исторически развивалось по преимуществу на материалах по лесной зоне северного полушария. Между тем без сомнения существуют, например, тропические болота, хотя ничего похожего на наши торфа там нет — это или даже скорее, по-видимому, органо-минеральные грязи, достигающие мощности 10—15 м. Обобщая, можно сказать, что болотообразование — процесс эвризональный, а торфообразование — степозональный.

Перейду к классификации основных понятий и начну с систематики торфов как самой простой.

Здесь было предложено много систем, часто различающихся лишь степенью дробности и отдельными деталями, а не принципами. Но в общем в 30-х годах выкристаллизовались два направления — механическое, более старое и генетическое, более молодое, появившееся именно в эти годы как противовес первому. Впрочем, надо заметить, что первый термин (механическая классификация) в литературе, как кажется, не употреблялся и носил «кулуарный» характер. Надо сказать, что это разграничение с самого начала было несколько искусственным. Считается, что в генетических системах, в отличие от «механических», торфа объединяются по характеру ассоциаций, давших исходный материал для торфообразования. Однако и «механические» системы отражали этот принцип, хотя и грубо; все же очевидно, что тростниковый торф образовался в тростниковых зарослях, а осоковый — в осоковых. Верно, что это отражение было весьма приблизительным, и резонно, что в генетических классификациях было введено определение остатков до вида и выделение таких категорий как фускум-торф, лагнокарпа-торф и т. п. Но это еще не гене-

тический принцип сам по себе, а только дальнейшая детализация системы. Верно и то, что в генетических классификациях было введено четкое разделение торфов на верховые, низинные и переходные. Но это тоже еще не генетический момент, так как это разделение проводилось не столько по заранее установленной экологии исходных ассоциаций, сколько по зольности самих торфов. Основная разница между «механической» и генетической классификацией не в этом, а в различном подходе к вопросу — насколько количественное соотношение остатков разных видов в торфе отражает их сравнительную роль в исходном растительном покрове. Согласно генетическому принципу точного соответствия здесь нет; например, преобладание остатков осок над древесными остатками может быть связано не с большей массой осок в фитоценозе, а с тем, что подземные части их отмирают ежегодно, тогда как деревья существуют много лет, и в торф попадают каждый год лишь отдельные опавшие веточки и отмершие корни. Кроме того, и скорость разложения растительных остатков различна. Поэтому не обязательно относить торф к той или другой группе по количественному преобладанию каких-либо остатков; так, к лесным торфам относятся не только те торфа, в которых древесные остатки преобладают, но и те, где они составляют не менее 35%. В «механических» классификациях этого не допускалось.

Но вряд ли можно считать подобные границы теоретически обоснованными. По-видимому, здесь были уловлены не столько связи с исходными ассоциациями, сколько известные сравнительно более резкие переходы в физических и химических свойствах торфа. Очевидно, 35% древесных остатков соответствует какой-то качественной границе, но очень трудно доказать, что торф с количеством древесных остатков более 35% откладываются именно лесные (в фитоценологическом смысле) ассоциации, а менее — не лесные (т. е. редколесья или травянистые и моховые ценозы с отдельными деревьями или их группами). Даже когда мы видим современный лес на болоте и знаем число стволов, сомкнутость и запас древесины, невозможно рассчитать, какой процент древесных остатков окажется в откладывающемся здесь торфе.

В итоге можно сказать, что классификация торфов сейчас не вызывает особых споров. Общепринятой в СССР является классификация Писторфа. Она оказалась очень удачной, так как была составлена с большим знанием подлинного разнообразия торфов в природе, а в дальнейшем еще не раз дополнялась и совершенствовалась в деталях. Но все же можно усомниться, есть ли основания именовать эту классификацию генетической, и не следует ли вместо таких терминов, как «осоково-лесной торф» употреблять более нейтральные — например, «осоково-древесный».

Еще меньше споров вызывает, по-видимому, классификация торфяных залежей (впрочем, может быть, потому, что она менее разработана). Однако то, что мы называем классификацией торфяных залежей — это в сущности не систематика торфяников как геологических образований, а только систематика типов строения залежи в тех или иных пунктах, т. е. сочетаний различных торфяных пластов по вертикали. Существующую общепринятую систему лучше было бы, собственно, назвать не классификацией залежей, а классификацией типов напластований. В своем теперешнем виде, по-видимому, она удовлетворяет всем требованиям, эта классификация отражает и общий ход изменения минерального питания в процессе развития болота (деление залежей на верховые, смешанные и т. д.), и ход изменения облесенности (деление на топяно-лесные, лесотопяные и т. п.), и отчасти, хотя в общей форме, характер растительности, преобладавшей на болоте большую часть времени или хотя бы в последнее время (выделение таких категорий, как глинисто-топяная залежь, медикум-залежь, фускум-залежь и т. п.). Видимо, направление в систематизации здесь взято правильно. Однако возникают два вопроса.

Во-первых, некоторые моменты в этой классификации определялись нуждами торфяной промышленности, как например преимущественное внимание к верхним слоям залежки (так, верховой считалась не та залежь, в которой верховые торфа преобладают, а та, где они составляют верхний слой не менее 2 м мощностью). Но требования промышленности меняются: уже сейчас удельный вес различных способов добычи торфа совершенно иной, нежели раньше; а скоро, вероятно, торф вообще будет рассматриваться не как топливо, а прежде всего как химическое сырье или удобрение. В связи с этим должен встать вопрос о пересмотре некоторых моментов в классификации залежек.

Во-вторых, неясен вопрос с комплексными торфами и залежками. В сущности так называемый комплексный верховой торф — загадка. Если судить по имеющимся данным, он очень распространен; еще шире распространены комплексные залежки, в некоторых районах преобладающие на верховых массивах. При этом под комплексной залежкой понимается не мозаичная залежь, сложенная прослойками и линзами торфов различного типа, а залежь, основные пласты которой состоят из определенного, однородного на всем протяжении вида торфа — комплексного верхового. Под последним же понимается торф, в котором диффузно перемешаны остатки грядовых и мочажинных сфагнов, и который, следовательно, отложен не однородным растительным покровом, а комплексом. Но трудно представить, каким образом комплекс ассоциаций откладывает однородный смешанный торф. Элементы наших обычных комплексов — гряды, мочажинны, озерки, — как правило, простираются в длину и ширину на десятки и сотни метров, резко разграничены и длительно существуют на одних и тех же местах. Сравнивается: почему же в залежки мы имеем не соответствующих размеров линзы мочажинных и грядовых торфов, а диффузную смесь, притом таких сфагнов, которые почти никогда не встречаются ни в диффузной смеси, ни даже в виде мелкой мозаики. Вероятно, в этом огромном количестве комплексных торфов и залежек повинно все же несовершенство исследований. При стандартных массовых исследованиях скважины обычно закладываются на контакте гряд и мочажин (а одно время это было узаконено соответствующей инструкцией), поэтому бур захватывает смесь остатков из их контактной зоны. Несовершенство бура системы Гиллера еще более способствует неремешиванию, а при промывании такого образца получается уже совсем диффузная смесь. Не исключена возможность и попадания бура на контакты горизонтальных слоев при смене грядовых торфов мочажинными и наоборот. Часть комплексных залежек и торфов, возможно, действительно отражает наличие мелкой мозаики кочек на поверхности мочажинны, но большая часть, вероятно, должна быть на самом деле отнесена к неоднородным залежкам. Наши залежки, считающиеся комплексными, в большинстве состоят из линз (или «комплексы торфов», по терминологии Богдановской-Гненэф), и физико-химические и технологические свойства слагающих их торфов — не те, которые приписываются усредненному комплексному торфу; да и свойства этих толщ в целом не такие, какие были бы им присущи, если бы они действительно состояли из однородного торфа-смеси. Между прочим, Лопатин (1958) уже подчеркивал широкое распространение явлений мозаичности в наших торфяных залежках вообще (не только в «комплексных»). Освещение этого вопроса требует исследования границ ассоциаций в комплексах и их отражения в торфяной залежке, а также тщательного изучения структуры торфяных толщ — выявления, так сказать, напоструктуры, торфяного пласта, т. е. мелкоствольного, мелколизового и прожилкового сложения в толщах, обычно принимаемых за однородные. Сейчас это слабое место в нашем познании закономерностей строения торфяных залежек, и рано или поздно заняться вплотную этим вопросом придется.

Что касается классификации растительности болот, то здесь основные понятия и их классификация не специфичны для болотоведения как такового. Если имеются разногласия и различия в принципах классификации, то они отражают разногласия геоботаников в подходе к классификации растительности вообще. Надо заметить, однако, что в болотоведении издавна укоренилось разделение болот на низинные, верховые и переходные, т. е. по условиям питания, причем эти категории (особенно верховые болота) очерчены очень ярко. Вероятно, именно по этой причине в болотоведении сложилось более терпимое отношение к так называемым «фитотопологическим» принципам классификации растительности. Метод выделения первичных единиц — ассоциаций — одинаков у всех болотоведов, но в принципах их объединения в высшие ранги проявляется разница. По-видимому, большинство болотоведов следует Цинзерлингу (1938), который выделяет типы растительности на болотах по господствующим жизненным формам, т. е. согласно «фитоценологическому» принципу. Однако и у Цинзерлинга выделяются такие типы, как психрофильно-моховой и гидрофильно-моховой, да к тому же второй разделяется на категории (подтипы — олиготрофный, мезотрофный и т. д.). Следовательно, даже в этой классификации присутствуют экологические моменты, принципиально не отличающиеся от фитотопологических (здесь не приходится разграничивать эти понятия, поскольку в экологических классификациях суждения о гидрофильности, олиготрофности и т. н. основаны на том же анализе обычных местообитаний того или другого вида, а не на эколого-физиологических характеристиках). В качестве последовательно экологической (фитотопологической) можно привести классификацию Бродис (1960). В отличие от Цинзерлинга и многих других болотоведов, признающих существование на болотах разных типов растительности, она рассматривает всю болотную растительность как единый тип, отличающийся господством гелофитов, а уже в качестве подтипов выделяет категории эвтрофные, мезотрофные и т. п. Были и попытки использовать для классификации растительности болот другие принципы, но основными можно считать эти два направления — экологическое (фитотопологическое) и классификацию по жизненным формам. При этом сплошь и рядом оба критерия совмещаются, либо сменяясь в одном и том же ранге (что имеет место частично у Цинзерлинга, но что нельзя признать правильным), либо подчиняясь друг другу в различных рангах. Так, Тюрэмнов (1949) выделяет типы эвтрофный, мезотрофный и т. д., и далее разделяет их на группы: древесную, травяную и моховую. Вероятно, именно иерархия различных критериев в разных рангах системы и представляет наиболее перспективный путь дальнейшей разработки.

Отдельный вопрос — классификация комплексов растительных ассоциаций, фактически неизбежно перерастающая в классификацию их как ландшафтов. Она может быть осуществлена по ряду признаков: по морфологии (грядово-мочажинные комплексы, бугристо-мочажинные и т. п.), по степени контрастности элементов (гомотрофотинные и гетеротрофотинные комплексы Цинзерлинга, выделение Лана-комплексов), по месту в общем ходе развития болота (комплексы регрессивные, регенеративные). Надо сказать, что в большинстве существующих классификаций нет четкого разграничения этих критериев; например, наряду с грядово-мочажинными и грядово-озерными комплексами выделяются регрессивные, хотя такие понятия, как регрессивный и грядово-озерный комплекс, — не взаимно исключающие, а накладывающиеся (грядово-озерный комплекс может быть одновременно регрессивным, а может и не быть, и наоборот). Кроме того, большинство авторов выделяет всего 4—5 категорий, иногда даже только 3, а это явно далеко не охватывает всего разнообразия комплексов. При современном накоплении материала такая недостаточная классификация ограничивает возможности решения



многих вопросов — изучения связи между различными комплексами и стратиграфией залежи, гидрологических особенностей в комплексах различного типа, причин и процессов образования и развития комплексов (последний вопрос до сих пор еще неясен). Неработанность классификации комплексов — тоже одно из узких мест, которое выступает сейчас в качестве тормоза в болотоведении. Я сделал недавно попытку набросать классификацию комплексов верховых болот лесной зоны (Нищенко, 1960), пытаясь использовать разные критерии для различных рангов, причем установил такую иерархию: 1) морфологические критерии (они поставлены на первое место, поскольку формы рельефа больше всего определяют гидрологические особенности, контрастность растительного покрова и т. п.); 2) место комплекса в общем ходе развития болота; 3) характер растительных ассоциаций и формаций, слагающих комплекс. Разумеется, возможны и другие решения, тем более, что всякая более широкая система потребует введения дополнительных критериев. К. Н. Брундза (1960) предлагает следующую систему: классы комплексов — по месту их в ходе развития и по характеру идущих процессов (генерация, деструкция, регенерация), а также по соотношению и пространственному распределению участков, где эти процессы проявляются; группы комплексов — по уровням (как он выражается), т. е. в сущности — по характеру комбинирования участков с различной обводненностью.

Однако ни одна из предложенных классификаций растительности болот и болотных комплексов сама по себе не стала главным средством для разделения болотных массивов на территориально однородные контуры. И это происходит именно оттого, что болото — понятие ландшафтное, а не геоботаническое. Если, например, в лесах, разделив их на сосняки и ельники, мы легко можем выделить и территории, занятые теми и другими, то на болотистых болот мы встречаем как территории, занятые одним типом растительности, формацией или даже ассоциацией, так и территории, занятые сложными сочетаниями единиц различных рангов. Вместе с тем все это теснейшим образом связано с определенными гидрологическими условиями, закономерностями общего хода развития болота, строением залежи и т. п. Поэтому на болотах сравнительно легко выделить участки, однотипные по микрорельефу, гидрологии, строению залежи (по крайней мере верхних слоев), по расположению относительно участков другого типа, но по растительности это будут иногда однородные, иногда же резко комплексные участки. Такие однотипные участки бросаются в глаза и их существование никогда и никем не оспаривалось. Но и эта категория явлений в болотоведении оказалась спорной, и более или менее единое понимание выкристаллизовалось сравнительно недавно. Причина, очевидно, лежит отчасти в самом многообразии явлений, частью же в том, что многие взаимосвязи оставались не вполне выясненными; да собственно и остались таковыми, несмотря на значительные сдвиги в этом направлении. Эти единицы выступали под разными названиями. Галкина (1946—1959), а за нею многие другие, называли их болотными микроландшафтами: по определению Галкиной, микроландшафт характеризуется одним простым или сложным комплексом фитоценозов, или пятнистым фитоценозом. Она указывает, что болотный микроландшафт соответствует энморфе Аболина. Лопатин (1954) называет такие единицы фациями. Он определяет фацию как группу сходных по флористическому составу, строению и экотону биогеоценозов (очевидно, фитоценозов? — А. И.), расчлененных сплошными территориями, или как комплексе биогеоценозов.

Общий смысл этих понятий ясен. Тем не менее взаимоотношение таких единиц с единицами классификации растительности трактуется по-разному. Так, К. Е. Иванов (1953) определяет болотный микроландшафт или фацию как участок массива, занятый однородной растительной ассо-

циацией, или группой ассоциаций, или однородным комплексом растительных ассоциаций. При этом он добавляет: каждый тип болотного микроландшафта, следовательно (курсив мой, — А. И.), характеризуется соответствующим типом фитоценоза. С этим никак нельзя согласиться: из определения как раз следует, что типов фитоценозов здесь может быть бесконечное множество, причем как близких, так и контрастных. Е. А. Романова (1959) указывает еще определеннее, что фитоценозы в пределах одного болотного микроландшафта относятся к одному и тому же типу растительности. При обычном понимании типа растительности это совершенно не так, но дело в том, что Романова рассматривает «комплексный моховой тип растительности» как равнозначный таксономически моховому, травяному или кустарниковому. Это очень спорно, по автором, по-видимому, руководило желание увязать типологию болотных ландшафтов и болотной растительности, причем вторая оказалась приспособленной к первой. То же стремление к объединению ландшафтной и геоботанической классификации чувствуется в классификации болотной растительности Тюриннова (1949); другие авторы уже указывали, что эта классификация содержит, по существу, ландшафтные категории. В последнее время Брундза (1960) выдвинул тезис о том, что комплексы допустимо рассматривать как крупные ассоциации — макроассоциации в смысле Н. Д. Ярошенко, и эта мысль перекликается с подходом Романовой. Все это отражает стремление к синтезу классификации растительности с классификацией ландшафтных единиц. Такой синтез для болот особенно напрашивается; однако он чрезвычайно труден и требует теоретического обоснования, пути которого пока что едва лишь намечаются. Узловыми вопросами здесь, очевидно, являются следующие: разработка понятия макроассоциации в смысле Ярошенко, выяснение соотношения понятий биогеоценоза и фитоценоза и совпадения их границ на конкретной территории. Во всяком случае при работе на болотах действительно невольно хочется объединить комплексы и однородные территории в равнозначные таксономические единицы одного ранга, а это, говоря строго, недопустимо ни с геоботанической, ни с ландшафтоведческой точки зрения. По-видимому, здесь важен еще один момент, который практически учитывается всеми болотоведами, но не формулируется: микроландшафты или фации — это участки, однородные на известном протяжении, а именно на принятом в наших исследованиях и привычном для нас протяжении. По этому поводу можно вспомнить, что Ярошенко (1950) уже определял растительное сообщество (мезогруппировку) как категорию единиц, наиболее бросающихся в глаза вследствие своей частой встречаемости и относительной устойчивости. Попробуем отрешиться от современного представления, ставшего привычным, и проанализировать возникновение понятия о микроландшафте. Вероятно, правильно будет полагать, что в основе здесь лежало представление о той минимальной площади, которая подлежит отдельной характеристике и нанесению на карту при обычных масштабах исследования. Размеры же этой площади определялись складывавшейся практикой и задачами массовых исследований. Оказалось, однако, что такая площадь иногда бывает достаточно однородной, а иногда представляет мозаику мелких участков, которые по отдельности охарактеризованы быть не могут, но в целом дают участку общую физиономию, создавая, так сказать, однородную нестрогу. Вероятно, если бы болотоведение начало развиваться с исследований, требующих картирования отдельных кочек и пятен, наш подход к этой категории явлений мог бы оказаться совершенно иным. Однако выработать здесь какие бы то ни было размерные критерии, разумеется, трудно, да вряд ли и целесообразно. Отсутствие меры объема понятий — беда не только болотоведения, но и ландшафтоведения и геоботаники в целом. Никто еще не определил, чем отличается мезокомплекс от микрокомплекса, или какой возможен наименьший по размерам фрагмент фито-

ценоза. Работать над уточнением этих понятий нужно, но сложность явлений не позволяет рассчитывать на сколько-нибудь удовлетворительное разрешение данного вопроса в ближайшем будущем.

Наконец, перейдем к классификации болотных массивов в целом. Понятие «болотный массив» здесь употребляется в смысле Галкиной (1959) и обозначает участок, занятый болотом и ограниченный со всех сторон суходолами или водами. Это понимание в общем принимается сейчас почти всеми болотоведами.

Классификации болотных массивов у разных авторов очень разнообразны. Принципы классификации разобраны в работах Галкиной (1946) и Богдановской-Гпенэф (1949). Синтезируя несколько различных подходов обоих авторов к вопросу, можно выделить следующие принципы: фитоценоотические (скорее ландшафтно-фитоценоотические, поскольку всегда принимается во внимание как характер господствующих формаций и комплексов, так и их взаимное расположение на массиве, обусловленное всем ходом развития последнего), гидрологические (сюда я отношу классификации по источнику водного питания), стратиграфические (по преобладающим типам залежи и их сочетанию на территории массива), трофические (термин мой; имеется в виду разделение болот по богатству вод и торфов зольными элементами), разделение по формам поверхности (деление на резко выпуклые, плоско выпуклые и т. д.), топографические принципы (по характеру залегания болота на местности: выделение болот пойм, склонов, сточных и проточных котловин и т. п.), различия по микро-рельефу (бугристые, грядово-мочажинные). Следует добавить еще флористические принципы — по характерным растениям. Собственно точнее назвать это не принципами, а критериями, поскольку лишь самые общие классификации, ограничивающиеся единицами только высших рангов, могут быть построены на одном из этих критериев; в большинстве же имеющихся классификаций различные ранги соподчиненных единиц выделяются по различным критериям или (еще чаще) по их сочетаниям. По этой же причине я не рассматриваю как равноправный с предыдущими ландшафтный принцип, так как это не критерий, а действительно принцип, и заключается он именно в органическом сочетании различных критериев в общей картине, причем вскрывается их взаимозависимость. Практически нельзя дать сколько-нибудь разработанную классификацию болотных массивов, которая не была бы в той или иной мере ландшафтной, поскольку сам болотный массив — явление ландшафтное. Не ландшафтными могут быть только упомянутые сугубо общие классификации, основанные на одном критерии. Конечно, в одних классификациях учитывается большая совокупность признаков, в других — меньшая, но это уже вопрос не о принципе классификации, а об ее полноте. Наиболее ландшафтные классификации это именно те, которые наиболее разработаны.

По этой же причине представляется не вполне правильным выделять наряду с перечисленными критериями — генетический. Это тоже не критерий, а принцип, и генетической может быть любая классификация, построенная на любом признаке, лишь бы при объединении таксонов она исходила не только из общности у них данного признака (в современном их состоянии), но и из общности происхождения и развития данного признака. Так, чисто гидрологическая классификация может быть генетической, если она учитывает не только современные гидрологические условия, но и исходный гидрологический режим и развитие системы стока. В каждой классификации может в той или иной мере присутствовать генетический принцип. В узком же смысле слова генетическими обычно именуются такие классификации, как подразделение болот на образовавшиеся на месте суходолов и на месте водоемов и т. п. Такие классификации скорее следует называть классификациями по типу первичного возникновения болота, так как эти моменты еще далеко не исчерпывают генезиса в широком смысле слова.

Для иллюстрации сложности этого вопроса и различий в подходе к нему разных авторов остановимся на некоторых имеющихся классификациях. Так, Д. А. Герасимов (1932) дает чисто стратиграфическую классификацию по типам господствующей на массиве залежи и преобладающим торфам. Деление болот Постом (Post, 1926) на омброгенные, солонгенные и т. д. — весьма общая гидрологическая классификация. Ландшафтными являются классификации Танфильева (1903), Аболина (1914), Сукачева (1926). Во всех этих классификациях принимается во внимание совокупность ряда взаимосвязанных признаков, но они относятся, собственно, не к болотным массивам в целом, а скорее к однородным частям болотных массивов (например, если принять деление Аболина на болота красношеники, буромошники и далее на лесные, травяные и т. д., то легко можно представить себе массив, центр которого будет занят, скажем, моховым красношеником, а окраины — лесным буромошником). Настоящей классификацией болотных массивов является классификация Цинзерлинга (1938), положившего в основу выделения типов взаимное расположение территорий различного характера, причем в основном учитывается характер наиболее обширных центральных частей. В таком же духе были построены ранние классификации Н. Я. Каца (1941); позднее он основывался в гораздо большей мере на флористических признаках. Наиболее фитоценоотической является классификация Богдановской-Гпенэф (1949), где основные зональные типы выделены по эдификаторной роли сфагнов, а затем подразделены по господствующему на основной площади виду сфагнового мха и далее по взаимному расположению и распространению основных комплексов и формаций. Эта классификация относится лишь к верховым массивам. Тюремнов дает в наиболее чистом виде классификацию по характеру залегания болота на местности, выделяя месторождения пойм, древних террас и т. п. По существу и эта классификация носит ландшафтный характер, так как выделенные типы диагностируются рядом других признаков. Наконец, Галкина (1946) разделяет болота прежде всего на массивы с центрально-олиготрофным и периферически-олиготрофным ходом развития, т. е. по типу изменения питания в ходе развития, далее по фазе развития, определяемой типом питания, преобладающим на болоте в данный момент, затем по форме поверхности (слабо-, резко выпуклые и т. п.) и по характеру растительности. Классификация Галкиной отличается тем, что каждый тип предстает не как определенная (в данный момент) система преобладающих комплексов с их характерным взаимным расположением, не как система типов залежи и т. п., но как серия подобных систем, закономерно сменяющих друг друга во времени. В последние годы (Галкина, 1959) на первое место в этой классификации выступили критерии характера залегания болота на местности болота (сточных котловин, проточных котловин, логов, подножий склонов и т. п.), причем эти особенности рассматриваются как определяющие смену типов болот: их ход развития, эволюцию системы стока, растительности и залежи, а также процесс изменения формы поверхности. По-видимому, происходит известный синтез подходов Галкиной и Тюремнова, а вместе с тем и подхода Богдановской-Гпенэф, поскольку при установлении сериальных смен-стадий учитываются и такие моменты, как изменение эдификаторной роли древесного яруса (эволюция облесенного кольца и др.), переход от господства сфагнов к господству лишайников и т. п. Очевидно, этот путь разработки классификации болотных массивов и является наиболее перспективным, что подтверждается, по-видимому, и той популярностью, которую быстро завоевал этот подход среди болотоведов.

Правда, эти принципы встречают и возражения. Так, Кац считает, что классификация по принципу Тюремнова—Галкиной ведет к объединению разнородных торфяников (даже верховых с низинными) и к отнесению в разные категории сходных. Он полагает, что эти недостатки

пронтекают из того, что данная классификация, в сущности — классификация не торфяников, а форм рельефа или лож, вмещающих торфяники, тогда как ложе не является частью самого торфяника. Следовательно, это классификация не по признакам самого объекта. С этим трудно согласиться. Во-первых, если даже признать, что ложе торфяника не является его частью, то и тогда нельзя усомниться в том, что связь определенного типа торфяника с определенным типом ложа закономерна, а закономерная исторически возникшая постоянная связь любого объекта с определенными условиями есть его признак (например, один из признаков ряски — то, что это растение водное, хотя окружающая вода и не является частью самой ряски). Во-вторых, трудно согласиться и с самим положением, что ложе торфяника есть нечто для него постороннее. Конечно, оно не часть торфяной залежки, но болотный массив и нельзя рассматривать узко, только как слой торфа с покрывающей его растительностью. Болотный массив — это часть оболочки земли; как всякий биогеоценоз или совокупность биогеоценозов, он включает определенный участок литосферы, гидросферы, атмосферы и биосферы. Торфяная залежка с растительностью — не механически положенные на подстилающий субстрат этажи, а верхние ярусы определенной системы, закономерно развивающиеся на низинных и связанные с ними в единой системе циркулирующих вод и общего круговорота вещества. Наконец, как уже подчеркивалось, самой сильной стороной этого принципа классификации является именно то, что это не столько классификация современных болотных массивов в их статическом состоянии, сколько *типов развития болотных массивов*. Определенные категории (болота проточных котловин, бессточных котловин и т. п.) рассматриваются как серии последовательно сменяющихся типов, причем звенья в этой цепи характеризуются определенной системой стока, формой поверхности, пространственным распределением растительности и торфяной залежки. Поэтому и допускается объединение несходных типов, если только они представляют звенья единого типового хода развития. Низинное болото может быть объединено с верховым, если это именно тот тип низинного болота, который в дальнейшем разовьется в данный тип верхового, и обратно, два верховых болота, в настоящее время довольно сходные, могут быть отнесены к разным категориям, если их сходство — только результат конвергенции, а пути развития различны.

Остается сказать лишь несколько слов о классификации наиболее объемлющей категории — болотных систем. Она необходима, так как ясно, что и среди болотных систем тоже могут быть выделены определенные типы сочетаний болотных массивов различного характера и происхождения. Однако здесь пока что открывается безграничное поле деятельности, так как этот вопрос еще ждет разработки. Только у Галкиной (1959) намечено деление болотных систем на простые, сложные и очень сложные, которое можно рассматривать в качестве отправного пункта для такой разработки.

Итак, перейдем к общим выводам и попробуем наметить главные очередные задачи по дальнейшей разработке основных понятий болотоведения и их классификации.

1) Необходимо окончательно договориться, что мы понимаем под болотом. Большие затруднения будет испытывать наука, представители которой по-разному понимают свой объект. Узловым моментом разногласий здесь является вопрос, — всегда ли развитию болотных ландшафтов сопутствует торфообразование. Я полагаю, что не всегда, и что болотообразование эвризонально, а торфообразование — стенозонально.

2) В систематике торфов, видимо, нет особых разногласий. Существующая система должна лишь дополняться и уточняться путем разработки региональных систем для различных областей, синтез которых позволит впоследствии создать единую универсальную классификацию во все-

юзном, а затем и в мировом масштабе. Желательно, однако, при этом четко продумать систему единиц и предусмотреть наряду с первичными далее неделимыми видами также и виды сборные, иначе эта классификация не сможет охватить колоссальное природное разнообразие торфов и окажется фактически непригодной для использования. Иерархия единиц еще требует дальнейшего уточнения, но необходимо, чтобы в системе нашли отражение и более крупные единицы, с которыми придется иметь дело практикам, и более мелкие, действительно различные в природе при очень детальных исследованиях. Необходимо, кроме того, развивать исследования взаимобусловленности исходных растительных группировок и отлагаемых ими торфов; для этого нужно, в частности, изучать сравнительную скорость разложения растительных остатков и процессы диагенеза.

3) Не вызывает разногласий и общее направление в классификации торфяных залежек (точнее, типов напластований). Однако здесь желателен пересмотр некоторых моментов, связанных с прежними требованиями промышленности и теперь отпадающих.

4) Крайне необходимо развитие исследований структуры торфяной залежки в ее взаимосвязи с спущенным (мозаичным) строением растительного покрова болот. В частности, нужно разрешить загадку «комплексного» торфа. Не исключена возможность, что многие типы торфяных пластов придется рассматривать как мозаично сложенные, а многие типы залежек — как чередующиеся слои и слои различных пластов торфа то однородных, то мозаично сложенных. Тогда возникнет вопрос о необходимости раздельной классификации торфов и торфяных пластов (комплексов торфов).

5) Создание общей классификации растительности болот также необходимо, но крайне затруднено разногласиями в области классификации растительности вообще. Я считаю, что общая классификация здесь необходима в качестве основной, но она не может и не должна рассматриваться как единственная, т. е. исключающая все другие. Возможен ряд частных и прикладных классификаций растительности болот, в которых одни и те же первичные таксоны — растительные ассоциации — будут группироваться в единицы высших рангов по свойственным каждой классификации признакам.

6) Необходимо детализировать существующую классификацию комплексов. Она должна быть построена с учетом совокупности их особенностей, причем различные особенности должны быть использованы для выделения различных рангов в иерархии единиц, так как сложность делает иные пути затруднительными. Однако система должна сохранять стройность; не следует применять различные критерии для выделения категорий одного и того же ранга (как, например, выделение в качестве равнозначных рангов грядово-озерных и регрессивных комплексов).

7) Желательна дальнейшая разработка и обоснование понятия болотных микроландшафтов (фаций), а также их классификация. Здесь имеются трудности вследствие спорности ряда относящихся сюда вопросов геоботаники и ландшафтоведения. Можно лишь в общих чертах отметить, что решение этой задачи связано с разработкой таких понятий, как макроассоциация и микроассоциация, биогеоценоз и фитоценоз в их взаимоотношениях, фитоценозическая структура биогеоценоза.

8) Следует детализировать и совершенствовать классификацию болотных массивов (мезоландшафтов). Для этого необходимо развертывание географических исследований распространения различных типов массивов и их географической вариабельности. Что касается общего направления работ, то, по-видимому, классификация должна быть основана на возможно более полной совокупности признаков и опираться на разработанный Галкиной принцип — рассматривать типы болотных массивов в их динамике, как ландшафты. Видимо, и здесь возможен только

одни путь — применение различных критериев к различным рангам иерархии единиц; что же касается самих критериев, то наиболее плодотворным, очевидно, оказался синтез подходов Галкиной, Тюремнова и Богдановской-Гиепэф.

9) Встает очередная задача разработки классификации болотных систем, которая фактически еще не начата.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аболли Р. И. (1914). Опыт энтомологической классификации болот. Вестн. культуры и изуч. болот и луговодства, 3—4. — Богдановская-Гиепэф Н. Д. (1946). О некоторых основных вопросах болотообразования. Бот. журн., 2. — Богдановская-Гиепэф Н. Д. (1949). Типы верховых болот СССР. Тр. 2-го Всес. географ. съезда. III. — Бродис Е. М. (1949). К познанию торфяников юга Украины. Бот. журн. АН УРСР, 4. — Бродис Е. М. (1960). Принципы и основные единицы классификации болотной растительности. Региональн. совещ. по выпр. исслед. болот северо-запада СССР. Тез. докл., Тарту. — Брундза К. И. (1960). Вопросы классификации растительности и районирования верховых болот юго-западной Прибалтики на основе изучения болот Каманос и Шепята. Региональн. совещ. по выпр. исслед. болот северо-запада СССР. Тез. докл., Тарту. — Вихляев Н. И. (1944). Торфяные болота, использование их в технике и сельском хозяйстве. — Галкина Е. А. (1946). Болотные ландшафты и принципы их классификации. Сб. научн. работ Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, выполненных в Ленинграде за годы Велик. Отеч. войны (1941—1943). — Галкина Е. А. (1959). Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации. Тр. Карельск. ФАН СССР, 15. — Герасимов Д. А. (1932). Торф, его происхождение, залегание и распространение. — Докторовский В. С. (1922). Болота и торфяники, развитие и строение их. — Докторовский В. С. (1935). Торфяные болота. — Дубах А. Д. (1936). Очерки по гидрологии болот. — Иванов К. Е. (1953). Гидрология болот. — Кац Н. Я. (1941). Болота и торфяники. — Лопатин В. Д. (1954). Гладкое болото (торфяная залежь и болотные фации). Уч. зап. ЛГУ, сер. географ. наук, 9. — Лопатин В. Д. (1958). О микрокомплексности растительного покрова. Сообщ. Сахалинск. комплекс. и-и. инст., 6. — Нитенко А. А. (1960). О классификации болотных комплексов. Бот. журн., 11. — Пьявченко Н. И. (1945). Болото и торфяник. Бот. журн., 1. — Романова Е. А. (1959). Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот с использованием аэрофотосъемки. Автореф. диссерт. Лен. гос. ун-в. — Сукачев В. И. (1926). Болота, их образование, развитие и свойства. — Танфильев Г. И. (1903). Болота и торфяники. Полн. с.-х. энцикл. — Тюремнов С. Н. (1949). Торфяные месторождения и их разведка. — Флеров А. П. (1914). Изучение и исследование болот. Вестн. торф. дела, 1. — Цинзерлинг Ю. Д. (1938). Растительность болот. Растительность СССР, 1. — Ярошенко П. Д. (1950). Основы учения о растительном покрове. — Post L. (1926). Einige Aufgabe der regionalen Moorforschung. Sver. Geolog. Undersön., Ser. C, 337.

Ленинградский  
государственный университет.

#### MAIN CONCEPTS OF BOG SCIENCE AND THEIR CLASSIFICATION

By A. A. Nitzenko

#### SUMMARY

The author gives a critical review of different views on the main concepts of bog science. It is pointed out that even such a fundamental concept as «the bog» is understood differently by different authors. In the opinion of most bog investigators, shared also by the author, there are some bogs devoid of peat. There is no controversy worth mentioning on the problems of the classification of peats, but the existing classification should be supplemented and worked out in greater detail by means of the elaboration of the regional systems. Nor is there any disagreement about the classification of peat deposits, but here the revision of some antiquated principles is desirable. The structure of peat deposits should be investigated, in its relationship with the mosaic structure of the bog vegetation. The elaboration of the general classification of the bog vegetation is also very urgent, but it is impeded by the existing controversy regarding the classification of vegetation in general. The classification of complexes and bog micro-landscapes (facies) should be elaborated in greater detail. The classification of bog massifs, particularly, of bog systems also needs further elaboration. These classifications should be based on the synthesis of the principles advanced by Galkina, Tiuremnov and Bogdanovskaya-Gieneuf.

Н. И. Косец

#### О ГРАНИЦЕ ЛЕСА, КРИВОЛЕСЬЯХ И СТЕЛНИКАХ В ВЫСОКОГОРЬЯХ СОВЕТСКИХ КАРПАТ

(Получено 27 IX 1961)

Как уже отмечалось в литературе, на верхней границе леса в Советских Карпатах распространены редколесья, криволесья и заросли стелников и стелющихся кустарников, которые с кустарничками и вкрапленными среди них лугами образуют субальпийский пояс. Этот пояс рассматривают как переходную полосу от лесных к нелесным высокогорным (альпийским) травяным формациям, и в горнопоисной системе он является зональным явлением.<sup>1</sup> Как правильно подчеркивает Р. А. Еленевский (1940), лес, если не сейчас, то не так давно играл главную роль в образовании данного ландшафта, о чем свидетельствуют оставленные им следы во флоре и в растительности субальпийского пояса.

Необходимо отметить, что, несмотря на довольно большую самобытность ландшафтов разных высокогорных областей, пояс субальпийской растительности свойствен многим горным сооружениям умеренных широт, где на протяжении года более или менее равномерно выпадает значительное количество осадков. В Европе, кроме Советских Карпат, он прослеживается также в Южных и Западных Карпатах, в Альпах, Пиренеях, Аппенинах и в горах Балканского полуострова. В умеренных областях Азии этот пояс выражен во многих средневысоких и высоких горах, в том числе на Кавказе, в Алтае, в восточном и Центральном Тянь-Шане. Растительность субальпийского пояса Советских Карпат имеет больше всего общих черт с растительностью других высокогорных областей Карпатской дуги, Альп и гор северной внутренней части Балканского полуострова.

Верхняя граница леса в горах в основном обусловлена климатическими факторами, хотя иногда она зависит от эдафических условий, препятствующих дальнейшему распространению леса в вертикальном направлении.

Известно, что климатический режим в горах, который определяет вертикальные границы леса, криволесья, стелников и стелющихся кустарников в разных горных сооружениях, зависит от географической широты, на которой размещены те или другие горы, и от места этих гор на материке по отношению к морям и океанам. При изменении географической широты на формирование климата наиболее существенно влияет температурный режим, который вызывает изменения и всех других элементов климата. При удалении от морских берегов в глубь континента, в пределах одной и той же широты, решающим фактором климатообразования является увлажнение. Как показал Брокман-Ерош (Brockman-Jerosch, 1919), океанический климат везде обуславливает понижение верхней границы леса, а континентальный климат повышает эту границу. Все имеющиеся данные подтверждают этот взгляд.

Важное значение в формировании климата в горах имеют также высота и массивность горных хребтов. На более массивных осевых хребтах горных систем создается более континентальный климат, чем на периферических хребтах и на отдельно размещенных горах. Благодаря этому границы всех поясов растительности проходят тем выше, чем массивнее горные хребты. Понижение верхней границы леса в горах зависит также и от состава лесобразующих пород, который определяется не только климатическими, но и историческими причинами.

Базируясь на исследованиях К. В. Станюковича (1955), следует отметить, что, несмотря на большое разнообразие в поясом распределении растительности в разных горных сооружениях, обусловленном большим разнообра-

<sup>1</sup> В отечественной литературе иногда высокогорные нелесные формации называют высокогорными «безлесными формациями» (Еленевский, 1940; Толмачев, 1948; Косец, 1949). Вряд ли можно считать это название удачным, очевидно, лучше его избегать.

нием горных климатов, в сходных климатических условиях оно будет аналогичным. Это дает право объединить такую поясность в один тип, понимая под ним наличие в составе растительности гор одних и тех же поясов, размещенных в вертикальном направлении в определенной последовательности. Поясность, которая наблюдается в Карпатах, Сташюкович относит к береговому (прибрежному) атлантическому или альпийскому типу, который входит в группу приморских типов поясности. В соответствии с системой типов вертикальной поясности растительности, предложенной для гор восточной части Западной Европы О. Гребенниковым (1957), поясность растительности Карпат должна быть отнесена к герцинско-судетско-карпатскому варианту скандинавско-карпатско-балканского (евросибирского) типа поясности. Е. М. Лавренко (1958а: 308) этот вариант поясности называет альпийско-карпатским вариантом кавказско-среднеевропейского типа поясности, «характерного для Европейской широколиственной области, которая, помимо Средней и Южной Европы, включает также Кавказ и северную Анатолию». В другой работе, рассматривая типы поясности в горах Европейской широколиственной и Средиземноморской широколиственной областей, Лавренко (1958б), на основании анализа литературных данных и собственных наблюдений, обосновывает свое представление об общих чертах поясного распределения растительности в горах Средней Европы и Кавказа, об одинаковом типе поясности в этих горах.

Благодаря значительной протяженности Советских Карпат с северо-запада на юго-восток (около 270 км) и колебанию высоты основного водораздельного хребта этих гор (в среднем от 800—1100 м над ур. м. на северо-западе до 1700—2000 м над ур. м. на юго-востоке) положение верхней границы леса очень меняется. Ниже всего она находится в западной половине Советских Карпат (на запад от рр. Свичи и Рики), где лес поднимается в среднем до высоты 900—1200 м над ур. м., а поэтому в большинстве случаев покрывает и вершины значительного количества имеющихся здесь невысоких гор, которые не достигают высоты большей, чем та, на которой в этих горах еще может расти лес. На более высоком уровне проходит эта граница в восточной, более приподнятой половине Советских Карпат (на восток от рр. Свичи и Рики), в центральных и восточных Гор-тапах, в Черногорах и Гудзальских Альпах, в среднем достигая высоты 1300—1500 м над ур. м.

Итак, природные условия (в первую очередь незначительное поднятие гор) исключают возможность распространения стлаников и стелющихся кустарников на большей части территории западной половины Советских Карпат. Пояс субальпийской растительности со стланиками тут обнаружен лишь на самых приподнятых горах, каковыми являются половина Ровная (1482 м над ур. м.), Боржавская (1598 м над ур. м.) и Никуй (1405 м над ур. м.). В то же время в восточной половине Советских Карпат наблюдается значительное распространение зарослей стлаников и стелющихся кустарников в хорошо выраженном на большинстве гор субальпийском поясе.

Однако наша общая характеристика распространения стелющейся деревянистой растительности в Карпатах будет не полной, если не отметить, что в результате неправильного хозяйствования первичная растительность субальпийского пояса подверглась значительным изменениям. Во многих местах человек искусственно снизил верхнюю границу леса и уничтожил заросли субальпийских стлаников, преобразовав занятые ими площади в малоценные летние пастбища, на которых первичные фитоценозы сохранились лишь в виде остатков.

Обычно, как и везде в горах, верхняя граница леса в Советских Карпатах проходит с одной вершины на другую очень ломаной линией. Ее образуют или буковые, или еловые леса, что дает право говорить о существовании в Карпатах двух типов верхней границы леса: хвойного и букового (Ярошенко, 1951а). Буковый тип верхней границы леса является менее распространенным, чем хвойный. Более всего он выявлен на юго-западном (Закарпатском) склоне Карпат, именно в его западной половине. Для остальной территории Карпат, и особенно для ее наиболее возвышенных и менее излохматанных высокогорных массивов восточной половины характерен хвойный тип верхней границы леса.

Буковые и хвойные леса на верхней границе своего естественного распространения представлены редкостойными криволесьями субальпийского пояса, которые постепенно сменяются редко размещенными куртинами бука или ели. Деревья этих пород здесь очень искривлены и часто имеют форму куста (у бука) или флагообразную форму (у ели). Лишь местами здесь бук имеет стелющуюся форму роста.

Полоса стелющейся деревянистой растительности, расположенная над криволесьем, образована зарослями соснового стланика (*Pinus mughus* Scop.),<sup>1</sup> ольхи зеленой (*Alnus viridis* DC.),<sup>2</sup> можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burz.) и рододендрона восточнокарпатского (*Rhododendron lutschii* Sinek.).<sup>3</sup>

Рассматривая растительный покров этой полосы, необходимо прежде всего остановиться на том, как правильно называть заросли соснового стланика и ольхи зеленой — стланиками или криволесьями, поскольку в литературе нет единого мнения по этому вопросу. Одни исследователи растительности Советских Карпат (Косен, 1949; Руденко, 1951, 1960; Ярошенко, 1951а, 1951б, 1951в; Бранд и Запятава, 1954; Федор, 1960 и многие другие украинские ботаники) заросли этих растений называют криволесьями, другие же (Шлынский, 1954; Понов, 1949, и др.) — стланиками. Для выяснения поставленного вопроса необходимо рассмотреть, что же вообще представляют собою и те и другие.

Как сам термин «криволесье» говорит о том, что им надо обозначать группировки лесной растительности с искривленным древостоем. Обычно эти искривления проявляются в серповидном, извилистом или наклонном росте стволов деревьев, в неправильных формах ветвления и стволов и пр. Деревья, образующие криволесья, всегда низкорослые и часто благодаря чрезвычайно большой многостольности, которая обусловлена их вегетативным возобновлением, имеют кустообразную форму.

Криволесья всегда образуются в крайних условиях существования древесных пород и являются резко выраженной формой их угнетенного роста. Это наблюдается не только на верхней границе леса в горах и на полярной границе его распространения на равнине, но и во всех других местах, где лес растет в мало благоприятных для него условиях. Такие условия существуют вдоль всей границы ареала любой лесной формации, независимо от того, в какой части лесной зоны она проходит. Природные условия способствуют образованию криволесья и на нижней границе леса в горах, если горы размещены за пределами лесной зоны, вследствие чего на их территории проходит как верхняя, так и нижняя граница леса (например, в горах Крыма или Средней Азии). Правда, на южной границе распространения леса, а также на нижней его границе в горах благодаря длительному и энергичному вмешательству человека в жизнь леса криволесья наблюдаются реже, чем в приполярных областях и в высокогорьях. Так же редки они и на границах ареала каждой лесной формации, там, где эти границы проходят не на периферии, а в середине лесной зоны рав-

<sup>1</sup> Вопреки мнению прежних исследователей растительности Советских Карпат, в том числе и исследователей последних лет (Грабарь, 1951; Руденко, 1960), мы не считаем, что в Советских Карпатах парус с *Pinus mughus* произрастает также и *P. mugo* Haenke, так как для подтверждения этой точки зрения никто из исследователей по-настоящему не изучил степени варьирования морфологических признаков соснового стланика в резко меняющихся природных условиях высокогорий этого района.

<sup>2</sup> Утверждение В. Н. Косен (1960) о том, что ольха зеленая является аркто-альпийским видом, не соответствует действительности. Она является среднеевропейским горным видом.

<sup>3</sup> Необходимо отметить, что в пределах Советских Карпат встречается еще один стелющийся кустарник — можжевельник казацкий (*Juniperus sabina* L.). Согласно С. М. Стойко (1960), он произрастает в пределах лесного пояса — в Угольском буковом пралесе (в перестойном лесу естественного происхождения) Закарпатской области, на высоте 790—810 м над ур. м. Небольшие куртинки можжевельника казацкого здесь были обнаружены им на южном крутом известняковом склоне.



нин или в середине лесного пояса гор. Это можно объяснить тем, что любящая лесная формация, угасающая в пределах лесной зоны или лесного пояса, обычно вытесняется оттуда другой лесной формацией раньше, чем эдификаторы первой формации успеют образовать криволесья.

В указанных случаях решающим природным фактором, который обуславливает образование криволесий, является климат. Но иногда криволесья формируются также и под влиянием местных эдафических условий, мало благоприятных для развития древостоя лесных насаждений. Примером этого служат криволесья, образуемые некоторыми древесными породами на лесных торфяниках (сосновые, березовые криволесья и др.) или же на очень каменистых склонах, встречающихся в пределах лесной зоны или лесного пояса. Частичное образование криволесий происходит и в результате затенения одних древесных пород другими.

Итак, криволесья могут образовывать многие древесные породы или на периферии своего ареала и на высотной границе их распространения, под влиянием мало благоприятного для развития деревьев климатического режима, или же в любой другой части ареала, вследствие мало благоприятных для их развития эдафических и фитоценологических условий. Однако во всех случаях образование криволесий — результат вынужденной, экологически обусловленной, а не наследственно закрепленной, формы роста деревьев в древостоях лесных насаждений.

Стланики являются растительными группировками, образованными стелющимися деревянистыми растениями, которые принадлежат к жизненной форме стланика. По данным Н. Г. Серебрякова (1954а, 1954б, 1954в, 1955), стланик является своеобразной жизненной формой деревянистых растений, подобной кустарникам, но с плагиотропным стволом и способными к укоренению боковыми побегами, которые растут у поверхности почвы и имеют приподнятые верхушки. Направление роста побегов и большая продолжительность их жизни являются основными признаками, которые отличают стланик от кустарника. Жизненная форма стланика исторически возникла и развилась из жизненной формы дерева, о чем убедительно свидетельствует возникновение в крайних условиях произрастания (главным образом на границах ареалов или на высотных границах распространения) стелющихся форм у многих видов типичных деревьев, таковы, например, бук, дуб обыкновенный и крупнопольничковидный (*Quercus macranthera* F. et M.), граб обыкновенный, липа сердцелистная, лиственница сибирская, ель европейская, ель сибирская (*Picea obovata* Ldb.) и тьян-шанская (*P. tianschanica* Rupr.), можжевельник туркестанский (*Juniperus turkestanica* Kom.), тисс и др.

По мнению Серебрякова, с которым мы согласны, жизненная форма стланика возникла не как промежуточное звено основного эволюционного ряда жизненных форм деревянистых растений (деревья, кустарники и кустарнички), а как его боковое ответвление. Она образовалась не в результате сокращения жизненного цикла главной и последующих скелетных осей деревьев (ствола и ветвей), как это имело место при возникновении кустарников, а вследствие изменения геотропической реакции этих осей; это вызвало «изменение направления их роста, усиление плагиотропности побегов, с укоренением боковых ползучих или приподнимающихся скелетных ветвей» (Серебряков, 1954в : 49).

Образование жизненной формы стланика происходило в высокогорных и приполярных, а по В. Н. Андрееву (1949) и в пристенных районах, и осуществлялось в процессе освоения древесными растениями новых территорий, с комплексом условий, неблагоприятных для развития высокоствольных деревьев. В результате формирующего влияния внешних условий и естественного отбора на этих территориях шло приспособление деревьев к максимальному использованию тепла и влаги приземного слоя

воздуха. Именно так выработалась жизненная форма стланика, к которой и принадлежат распространенные в высокогорьях Советских Карпат сосна стланиковая и ольха зеленая. Принадлежность двух указанных видов растений к этой жизненной форме, которую иногда называют также стелющимся кустарником, у нас не вызывает никакого сомнения.

Итак, группировки сосны стланиковой и ольхи зеленой нельзя называть криволесьями, так как криволесья образуют лишь те деревянистые растения, которые принадлежат к жизненной форме дерева. Правильным же будет называть эти группировки стланиками. В отличие от криволесий, эдификаторы которых, в зависимости от условий произрастания, могут иметь, кроме древесной, также кустовую и стелющуюся формы роста, группировки стлаников образованы деревянистыми растениями, которые всегда являются стелющимися: эта особенность роста, как показали, например, опыты по перенесению стелющейся сосны горной (*Pinus montana* Mill.) из высокогорных в равнинные условия (Андреев, 1949), является их постоянной, наследственно закрепленной особенностью.

В вопросе о том, какие стелющиеся деревянистые растения следует отнести к жизненной форме дерева, а какие к жизненной форме стланика и в связи с этим, — какие из образованных ими группировок следует называть криволесьями, а какие стланиками, еще многое остается неясным. Здесь допускаются ошибочные утверждения не только в отношении карпатских стлаников, но и некоторых стлаников других территорий. Так, например, А. Г. Долуханов (1956) относит к числу криволесий, распространенных в субальпах Кавказа, группировки реликтовой березы Медведева (*Betula medwedewii* Rgl.) и реликтового дуба понтийского (*Quercus pontica* C. Koch). Между тем, из приведенной им характеристики этих группировок и их эдификаторов видно, что они являются группировками типичных субальпийских стлаников; в частности, автор указывает, что ему ни разу не приходилось наблюдать более или менее прямостоящих деревьев березы Медведева; большая часть ее ствола (почти две трети) лежит на земле и частично бывает засыпана почвой, при этом как ствол, так и его разветвления в стелющейся части укореняются. Поэтому заросли этой березы при длине ее ствола от 7—9 до 12—15 м являются низкорослыми, достигая высоты от 2—2.5 до 3.5—4 м. Что же касается «криволесия» понтийского дуба, то оно, как указывает Долуханов (1956 : 167), «по своему строению и биологии роста напоминает криволесье березы Медведева».

Можно было бы привести и другие примеры неправильного отнесения стлаников к криволесьям, но и из сказанного ясно, что этому вопросу еще не уделяется надлежащего внимания, хотя он имеет не только научное, но и практическое значение.

Нужно остановиться еще на том, к какой жизненной форме следует отнести рододендрон восточнокарпатский.

Как известно, среди деревянистых растений обычно различают такие основные жизненные формы, как деревья, кустарники и кустарнички. Однако, как подчеркивает Серебряков, до недавнего времени существовало мнение, что существенной разницы между кустарниками и кустарничками нет, что они отличаются лишь высотой, т. е. кустарнички рассматривались как «кустарники в миниатюре» (Серебряков, 1954а : 66). Поэтому иногда одни и те же невысокие деревянистые растения, в зависимости от большей или меньшей их высоты, обусловленной различными экологическими условиями, относились то к кустарникам, то к кустарничкам. Такая участь постигла и рододендрон восточнокарпатский. В то время, как большинство исследователей совершенно правильно рассматривает его как кустарник, некоторые (Брадис и Заяцкова, 1954; Малиновский и Бережний, 1956) считают, что он является кустарничком. С последним взглядом

никак нельзя согласиться. Как показал Серебряков (1954а, 1955; Серебряков и Чернышева, 1955), кустарнички существенно отличаются от кустарников и их нельзя рассматривать как угнетенную форму роста кустарников, или же как недоразвитые кустарники. Они являются качественно своеобразной жизненной формой растений, приспособленной к определенным условиям. В отличие от кустарников, кроме незначительных размеров, «основным признаком всех кустарничков, определяющих их габитус и биологические свойства, является кратковременность жизненного цикла, быстрое развитие и старение их скелетных осей» (Серебряков и Чернышева, 1957 : 75). Но именно этого нельзя сказать о рододедроне восточнокарпатском. Кроме того, в оптимальных для него условиях он даже по высоте (которая раньше была подоседа в основу выделения кустарничков как особой жизненной формы) не напоминает кустарничек. Так, например, на хребте Свидовце (по восточному склону г. Ближницы), где в субальпийском поясе он образует куртины, а местами и значительные заросли, по нашим наблюдениям, отдельные его кусты достигают в высоту около 1 м.

Все вышесказанное дает нам основание отнести рододедрон восточнокарпатский к жизненной форме кустарников и рассматривать его как стелющийся кустарник.

Разница между стелющимися кустарниками, которых иногда также называют стланниками или ползучими кустарничками, и стланниками в собственном значении этого слова заключается в том, что, несмотря на плагиотропный рост скелетных осей, свойственный обоим этим жизненным формам, они характеризуются разной высотой и разной продолжительностью жизни: всегда приземистые стелющиеся кустарники имеют более короткий период жизни, чем более высокорослые стланники. Эти биолого-морфологические особенности стелющихся кустарников и стланников обусловлены тем, что первые возникли из жизненной формы кустарника, вторые же, как уже отмечалось, — из жизненной формы дерева. Кроме более высокого роста и большой продолжительности жизни, характерной особенностью стланников является их способность пригибаться к земле (полегать) при пониженной температуре, а при ее повышении подниматься. Стелющиеся же кустарники не имеют этой особенности.

Способность стланника к полеганию, а также механизм этого явления наиболее полно рассматриваются в работах В. Н. Андреева (1949), Б. А. Тихомирова (1949) и Г. Э. Гроссета (1959). По мнению Андреева, причина движений, вызывающих полегание ветвей стланников, лежит в «эксцентричности их анатомического строения, которое обуславливает неравномерное изменение объемов верхней и нижней половины ветви, в связи с изменением температуры» (1949 : 108). По мнению же Гроссета, эти «движения зависят от неравномерного сокращения древесины верхней и нижней сторон ветвей при замерзании» (1959 : 128).

Пронзающая выше верхней границы леса, сосновый стланник занимает сейчас в Карнатах сравнительно небольшую площадь. В высокогорьях, не подвергшихся значительному влиянию человека, он образует сплошные заросли, которые то широкой, то узкой полосой обрамляют лесную растительность на верхней ее границе. Эти заросли покрывают более или менее волнистые, часто каменистые склоны разных экспозиций, поднимаясь иногда и на вершины невысоких плоских бугров. Местами, особенно в Горнах, сосновый стланник в большом количестве встречается и на очень крутых каменистых склонах, преимущественно северной, северо-западной и северо-восточной экспозиции. Заросли соснового стланника, расположенные возле самой границы леса, являются очень густыми, почти непроходимыми и достигают 2,5—3 м высоты. По мере поднятия в горы они постепенно переходят в заросли более редкие и приземистые. На верхней же границе своего распространения сосновый стланник никогда не образует сомкнутых зарослей, а растет редкими куртинками или отдельными экземплярами,

разбросанными на значительных расстояниях друг от друга, которые достигают высоты не более одного метра.

Ряд исследователей (Sulma, 1929; Trampeler, 1937; Козий, 1950) описывает отдельные случаи произрастания соснового стланника также в редкостойных ефагновых ельниках и на пушицево-ефагновых и пушицево-осоково-ефаговых болотах олиготрофного и мезотрофного типов с редкими, угнетенными елями. Такие растительные группировки с сосновым стланником лишь кое-где встречаются на границе верхнего лесного и субальпийского пояса Советских Карнат. Они представляют большой интерес для изучения прошлой истории флоры и растительности Карнат, так как часто являются пристанищем для некоторых видов растений, сохранившихся в Карнатах с более давних времен (бывшие, с лесного периода). Примером таких реликтов являются: *Linnaea borealis* L., найденная Г. В. Козием (1954) в ефагновых зарослях сосны стланниковой с редкостойными елями, размещенных в нижней части северо-восточного склона долины Подлазевской (горный хребет Черногоры); *Ledum palustre* L. и *Oxycoccus quadrifidus* Gilib., найденные Трамплером (Trampeler, 1937) на заросшем стланником пушицево-ефаговом торфянике в пределах плоскогорья Рингола в западных Горнах и др.

Нижняя граница полосы соснового стланника проходит в среднем на высоте от 1300—1350 до 1500—1550 м над ур. м. Максимальная ширина его полосы около 250—300 м. Наиболее высоко поднимается стланник на Черногорах и на Гундульских Альпах. В западных Горнах его ареал постепенно угасает и уже западнее рр. Свичи и Риви встречаются лишь островные местонахождения группировок соснового стланника.

Однако следует отметить, что характерный для субальпийского пояса сосновый стланник кое-где в Советских Карнатах спускается ниже верхней границы леса и иногда проникает далеко в глубь лесного пояса. Это наблюдается там, где микроклиматические или эдафические условия лесного пояса мало благоприятны для развития леса. Окисления соснового стланника в пределы лесного пояса происходит по понижениям, в которых застаивается холодный воздух, но очень каменистым достаточно отвесным склонам, возникшим в результате обвалов, осыпей и оползней горных пород и давних, по котловинным лесным торфяникам и пр. На ряд местонахождений группировок соснового стланника в пределах лесного пояса на северо-восточном склоне Советских Карнат указывают Сульма (Sulma, 1929) и Трамплер (1937), а одно местонахождение на юго-западном их склоне приводит В. А. Грабарь (1953). Во всех этих пунктах сосновый стланник произрастает или на торфяниках, или на участках скопления камней, покрытых толстым слоем ефагнов, и каждое из них по своей площади не превышает 500 м<sup>2</sup>.

Пальчике соснового стланника в пределах пояса горных лесов наблюдается не только в Советских Карнатах, но и в некоторых других западноевропейских горах, которые охватывает ареал этого вида. Указания на это можно найти в работах зарубежных и советских авторов, посвященных характеристике растительного покрова гор Средней Европы, а особенно Альп и остальной территории горной дуги Карнат. В частности, интересные данные своих наблюдений над ростом соснового стланника в лесном поясе австрийских Альп (на крутых доломитовых склонах и на верховых болотах) приводит Е. М. Давренко (1958а). Во время туристской поездки в Чехословацкую Социалистическую Республику летом 1958 г. нам также приходилось наблюдать массовое произрастание соснового стланника в пределах верхнего лесного пояса Высоких Татр в Западных Карнатах (на территории Татранского национального парка). Сосновый стланник в большом количестве встречается здесь не только выше верхней границы леса, но и в горных лесах, поселяясь на очень каменистых местах среди редкостойных еловых насаждений с примесью сосны кедровой (*Pinus cembra* L.) и лиственницы европейской (*Larix decidua* Mill.). В этих горах он проп-

кает в глубь лесного пояса до высоты около 1100 м над ур. м., т. е. спускается примерно на 450 м ниже современной верхней границы леса в этом районе.

Анализируя причины произрастания соснового стланика на территории лесного пояса Карпат (да и на других среднеевропейских горах), нужно отметить следующее: очевидно, это явление обусловлено не только проникновением стланика на указанную территорию с субальп на протяжении последней фазы развития растительного покрова — в позднем голоцене (в понимании Зерова, 1950 и Нейштадта, 1957),<sup>1</sup> но и сохранением его в этом поясе с еще более давнего времени (с конца плейстоцена). Вероятность такого предположения подтверждают имеющиеся для территории Карпат палеоботанические (преимущественно палинологические) данные о составе их растительности на протяжении четвертичного периода, подытоженные в работах Д. К. Зерова (1950, 1952), Г. В. Козия (1950), Э. Попа (1957) и М. И. Нейштадта (1957). Главные из этих данных кратко рассмотрены также в работе Е. М. Брэдше, Ф. А. Гривы и М. I. Косца (1954). Здесь отметим только, что, согласно этим данным, во время последнего (валдайского) оледенения шикрия граница распространения соснового стланика в Карпатах была намного снижена в сравнении с современной.

Зеленоольховый стланник, подобно сосновому, образует в субальпах Советских Карпат также почти непроходимые сплошные заросли, которые достигают 2—2,5 м высоты. Эти заросли распространены здесь значительно меньше, чем заросли соснового стланика и занимают склоны преимущественно северной и северо-западной экспозиций. Они встречаются по всей территории субальп в виде небольших полос, которые простираются вдоль склонов и быстро выклиниваются. Чаще всего местами произрастания зеленоольхового стланика являются обрывистые хорошо увлажненные склоны, нередко с выходами грунтовых вод, а также желоба стока родниковых, дождевых и снеговых вод. В таких желобах, в результате интенсивности разрушения горных пород на месте и отложения продуктов их распада, принесенных водами с других территорий, все время накапливаются элементы питания растений, к которым ольха зеленая более требовательна, чем сосновый стланник. С верхней границы леса зеленоольховый стланник по этим желобам поднимается в горы на значительную высоту — до 1700—1800 м над ур. м., а кое-где и спускается в глубь лесного пояса.<sup>2</sup>

Распространенные в Советских Карпатах заросли стелющихся кустарников состоят преимущественно из можжевельника спиревого и лишь местами из рододендрона восточнокарпатского. Они размещаются выше полосы стлаников, сплошь покрывая горные склоны, или перемежаются с зарослями кустарничков, образованных черникой (*Vaccinium myrtillus* L.), голубикой (*Vaccinium uliginosum* L.) и брусничкой (*Vaccinium vitis idaea* L.), а кое-где и вороникой черной (*Empetrum nigrum* L.).

Часть площади субальпийского пояса, свободную от зарослей стлаников, стелющихся кустарников и кустарничков, занимают злаковые и злаково-разнотравные мезофильные луга и открытые травяные фито-

<sup>1</sup> По М. И. Нейштадту, поздний голоцен охватывает 2500 лет и фактически является историческим временем.

<sup>2</sup> В границах своего ареала ольха зеленая растет главным образом в субальпах, но иногда спускается даже в предгорья — в современную полосу сельскохозяйственных угодий. По литературным данным, в Центральных Альпах она обычно встречается на высоте от 1500 до 2000 м (максимум 2800 м), в Восточных Карпатах — на высоте от 1300 до 1700 м, в Южных Карпатах и на Балканах — на высоте от 1500 до 2000—2200 м над ур. м. Проникновению этой ольхи в предгорья в значительной мере благоприятствует способность ее семян легко переноситься в низины горными ручьями и потоками, хотя не исключена возможность, что некоторые из таких местонахождений в предгорьях являются реликтовыми. Очевидно, на их территории ольха зеленая поселилась еще в ледниковое время.

ценозы, встречающиеся здесь над потоками, около источников, на каменистых осыпях, между скал и т. п. Такое комплексное размещение стлаников, кустарников, кустарничков и травяной растительности обуславливается сложностью естественноисторических условий этого пояса. Здесь же уместно отметить, что в наиболее высоких горах заросли субальпийских стлаников и стелющихся кустарников, смыкаясь с кустарничковой и травяной растительностью альпийского пояса, кое-где (на хорошо защищенных местах) проникают и на его территорию.

Несколько иначе распределяются стланики там, где естественная растительность субальпийского пояса значительно изменена человеком. В таких случаях заросли стлаников произрастают не непосредственно на верхней границе леса, а лишь на некотором расстоянии от нее: это результат уничтожения леса или стланика, или того и другого в местах их контакта. Очень часто можно наблюдать, что полоса стлаников совсем исчезла. О ее существовании в прошлом лишь напоминают небольшие куртинки или одинокие кусты соснового стланика и ольхи зеленой, которые встречаются в субальпийском поясе. Свободную от леса и стлаников площадь покрывают субальпийские пустошные луга или травяные пустоши вторичного происхождения, в которые бываю вкраплены заросли стелющихся кустарников и кустарничков.

П. Д. Ярошенко в ряде своих статей (1951а; 1951б; 1951в) указывает, что сосновый стланник в субальпах Советских Карпат в своем распространении обычно связан с верхней границей хвойного леса, а зеленоольховый — как с хвойным, так и с буковым лесом, и что для хвойного менее характерен. По существу, этим самым автор ставит формирование группировок соснового и ольхового стлаников в высокогорьях Карпат в зависимость от наличия там того или другого типа верхней границы леса (хвойного или букового). На наш взгляд это не совсем верно. Распространение в Карпатах той или иной формации субальпийских стлаников связано не с типом верхней границы леса, а со всем комплексом природных условий, которые создаются в высокогорьях. Там, где теперь естественные условия не благоприятствуют вытеснению бука елью и он поднимается в горы на высоту около 1200 м над ур. м., создавая верхнюю границу леса, над буковыми лесами кое-где все же встречается сосновый стланник. Но благодаря тому, что сосновый стланник всегда занимал территории более пригодные для пастбищ, чем территории, занятые ольховым стланником, он в первую очередь был уничтожен человеком. Это и привело к тому, что в тех высокогорьях, где верхнюю границу леса образуют буковые леса, сосновый стланник почти отсутствует, а зеленоольховый встречается лишь кое-где.

Остановимся теперь очень кратко на некоторых ценологических особенностях зарослей упомянутых субальпийских стлаников и стелющихся кустарников.

#### Формация соснового стланика — *Pineta mughi*

Монодоминантные ценозы соснового стланика (*Pinus mughi* Scop.) во флористическом отношении являются довольно однообразными. В состав их входят главным образом горные лесные виды, виды горных лугов и пустошей; лишь некоторые виды, возможно, являются специфическими для этих ценозов. В верхнем ярусе зарослей соснового стланика только изредка встречаются отдельные кусты *Ribes carpaticum*, *Rosa pendulina* и *Salix silesiaca*. Вблизи верхней границы леса местами над зарослями сосны возвышаются отдельные искривленные деревца *Sorbus aucuparia* L. var. *glabra* Gilib., *Picea excelsa* и *Pinus cembra*. Последняя лишь в районе Горган кое-где встречается в этих зарослях.

Травяной покров в зарослях соснового стланика слабо развит и представлен сравнительно немногими видами. Среди трав преобладают тене-



любимые и теневыносливые виды мезофильного ряда, произрастающие в смеси под густым пологом сосны. Там, где сосновый стланик образует заросли более редкие и низкорослые, в их наземном покрове заметную роль играет черника, реже брусника, а местами сюда проникает и можжевельник сибирский.

В зарослях соснового стланика всегда развит моховой покров из зеленых мхов, а иногда и из сфагнов. Часто мхи образуют почти сплошной ковер. Среди подушек мхов на более высоких местоположениях кое-где встречаются пятна кустистых лишайников. В несложившихся же открытых ценозах соснового стланика, на еще голых незаросших мхами камнях встречается много накишных лишайников.

Характерными для Советских Карпат являются сложившиеся группировки соснового стланика. Они представлены главным образом тремя группами ассоциаций: сосняками стланиковыми травяными (*Pineta mughi herbosa*), сосняками стланиковыми зеленомоховыми (*Pineta mughi hylocomiosa*) и сосняками стланиковыми сфагновыми (*Pineta mughi sphagnosa*). Из них наиболее распространенными являются сосняки стланиковые зеленомоховые.

#### Формация ольхи зеленой — *Alneta viridis*

Ольха зеленая (*Alnus viridis* DC.), как правило, не разделяет своего господства с другими деревянистыми растениями в образуемых ею зарослях. Она образует совершенно чистые группировки, лишённые в верхнем ярусе даже небольшой примеси каких-либо деревянистых растений. Лишь иногда, главным образом около источников в зеленоольховых зарослях, произрастают отдельные кусты *Salix silesiaca*, которая достигает верхнего яруса, и изредка встречаются кусты *Rosa pendulina*, *Lonicera nigra* L., *Ribes alpina* L. и др.

С флористической стороны зеленоольховые заросли являются более или менее однородными. В их составе преобладают горнолесные и горнолуговые виды. В целом эти заросли характеризуются несколько отличным от зарослей соснового стланика составом травянистых форм растений. Особенно характерным для них является присутствие в составе травяного яруса большого количества представителей высокотравья и мезофильной лесной флоры.

Характерными ценоотическими особенностями зеленоольховых зарослей является неразвитость в них сплошного мохового покрова и полное отсутствие сфагновых мхов. Указанные особенности обусловлены тем, что зеленоольшаники, как уже упоминалось, всегда развиваются на местах, хорошо увлажняемых водами, богатыми растворимыми минеральными веществами, в том числе и соединениями кальция, с которым сфагны не мирятся (Сукачев, 1926).

Благодаря большой густоте зеленоольховых зарослей травяной покров в них всегда бывает редким. Лишь на участках разреженных зарослей (в большинстве случаев искусственно разреженных) в них бывает хорошо развит травяно-кустарничковый покров. Его образуют черника, иногда можжевельник сибирский и травы, которые массами проникают сюда с окрестных высокогорных лугов и пустошей.

Ценоотические особенности зарослей ольхи зеленой, распространенной в Советских Карпатах, изучены еще недостаточно. Бранде и Запотова (1954), которые изучали зеленоольховые заросли Закарпатской области, выделяют среди них две группы ассоциаций: ольшаники разнотравные и ольшаники черничные. Такие же две группы ассоциаций ольшаников различает и В. И. Комендар (1954) для хребта Черногоры. На основании наших далеко недостаточных исследований в высокогорьях Советских Карпат мы считаем здесь характерными две группы ассоциаций ольшаников из ольхи зеленой: 1) ольшаники травяные (*Alneta viridis herbosa*)

и 2) ольшаники черничные (*Alneta viridis myrtillosa*). По нашему мнению, каждая из этих групп имеет различный генезис. В то время как первая группа включает ассоциации, возникшие в процессе их самобытного развития, группа ассоциаций ольшаников черничных охватывает в основном антропогенные ассоциации.<sup>1</sup>

#### Формация можжевельника сибирского — *Junipereta sibirica*

Первичные заросли можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica*) значительно распространены только в наиболее труднодоступных высокогорьях Советских Карпат, где меньше всего нарушен растительный покров. В таких высокогорьях сплошные заросли можжевельника образуют более или менее широкие полосы, обрамляющие заросли соснового стланика на верхней границе его естественного распространения (например, в субальпах на г. Говерле). Иногда же эти заросли обрамляют стовые криволинейные, которые образуют верхнюю природную границу леса (например, в субальпах на г. Нон Иван Мармарошский или на г. Стог — вершине Свидовецких гор). В большинстве случаев теперь заросли можжевельника сибирского у нас в Карпатах не образуют сплошных полос, а перемежаются с субальпийскими лугами и пустошами или же можжевельник сибирский растет латками среди этих лугов и пустошей. Такой характер его распространения обусловлен, с одной стороны, сложностью физико-географических условий высокогорий, которые определяют комплексное размещение растительности, а с другой — деятельностью человека. Заросли можжевельника сибирского, не подвергшиеся воздействию человека, обычно бывают очень густыми, их сомкнутость достигает 1.0—0.9. Экологические условия внутри этих зарослей не способствуют развитию в них травяно-кустарничкового покрова. Только там, где природные условия высокогорий (например, мозаичный почвенный покров) препятствуют образованию очень густых зарослей, в них развивается травяно-кустарничковый и моховой покров.

Характерны для Советских Карпат три группы ассоциаций можжевельника сибирского: 1) можжевельниковые заросли редкотравные (*Junipereta sibirica sparsa herbosa*), 2) можжевельниковые заросли черничные (*Junipereta sibirica myrtillosa*) и 3) можжевельниковые заросли травяные (*Junipereta sibirica herbosa*).

#### Формация рододендрона восточнокарпатского — *Rhodoreta kotschy*

Рододендрон восточнокарпатский (*Rhododendron kotschy*) теперь встречается в Советских Карпатах лишь в высокогорьях Роднейских Альп, Черногоры и Горган и вместе с сосновым и зеленоольховым стланиками является одним из наиболее характерных элементов их петропного ландшафта.

Заросли рододендрона чаще всего встречаются небольшими латками или узкими полосками и точно так же, как и можжевельниковые заросли, размещаются выше полосы стлаников не только в субальпах, но и на территории альпийского пояса. В суровых климатических условиях высокогорий рододендрон всегда селится в местах, защищенных от ветра и хорошо покрываемых снегом на протяжении зимы.

Большое количество камней и щебня, которые почти всегда бывают нагромождены в местах произрастания рододендрона, не позволяет ему

<sup>1</sup> В недавно опубликованной статье Комендар (1950) для всей территории Советских Карпат указывает также две группы ассоциаций ольхи зеленой: ольшаники полукустарничковые и ольшаники травяные. В первую из этих групп он включает 5 ассоциаций, а во вторую — 17. Здесь, ставя в один ряд антропогенные и самобытные группировки зеленоольшаников, автор приводит для Советских Карпат большое количество, по нашему мнению, несуществующих ассоциаций.

образовывать густые заросли. Только в отдельных случаях, по более или менее пологим склонам или по небольшим, хорошо защищенным высокогорным впадинам, лишенным больших камней, сомкнутость зарослей рододендрона бывает более высокой.

Небольшая сомкнутость зарослей рододендрона и неоднородность эдафических условий в самих зарослях обуславливает некоторую пестроту их травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового покрова, который по своему составу мало чем отличается от несколько пестрого растительного покрова окрестных кустарничковых мохово-лишайниковых пустошей и пустошных лугов.

Распространенные в Советских Карпатах растительные ассоциации, в которых доминирует рододендрон восточнокарпатский, можно объединить в три группы: 1) заросли рододендрона разнотравно-злаковые (*Rhodoreta varioherboso-graminosa*), 2) заросли рододендрона разнотравно-осоковые (*Rhodoreta varioherboso-caricosa*) и 3) заросли рододендрона лишайниково-моховые (*Rhodoreta lichene-muscosa*).

Несмотря на то, что субальпийские стланики и стелющиеся кустарники покрывают относительно малую площадь высокогорий, они имеют очень большое народнохозяйственное значение. Прежде всего они играют большую почвозащитную роль. Хорошо скрепляя почву своими мощными корнями, они ослабляют смыв мелкозема с крутых склонов гор и этим препятствуют обнажению горных пород и образованию осыпей. Кроме того, заросли ольхи зеленой имеют большое значение для увеличения плодородия почвы в высокогорьях, так как в клубеньках на ее корнях живут фиксирующие атмосферный азот микроорганизмы (Работнов и Меднис, 1936). Но наиболее важным является гидрологическое значение стлаников и стелющихся кустарников. Произрастая в местах с очень большим количеством атмосферных осадков, они препятствуют бурному стеканию дождевых и снеговых вод в долины горных потоков и рек, и этим самым поддерживают их регулярный сток, не допуская частых паводков. Поэтому искусственное уничтожение стлаников и стелющихся кустарников, которое иногда имеет место и теперь, является большим злом, с которым следует вести решительную борьбу.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В. Н. (1949). Экологические исследования стелющихся форм древесных пород. Научн. зап. Молдавск. н.-и. базы АН СССР, II. — Брандис Е. М., Ф. О. Гринь, М. И. Косец. (1954). История развития растительности. В кн.: Растительность Закарпатской области УРСР. — Брандис Е. М., О. О. Запятава. (1954). Высокогорная растительность Закарпатской области. В кн.: Растительность Закарпатской области УРСР. — Грабарь В. А. (1951). Обзор растительности бассейна р. Тересвы. Научн. записки Ужгородск. державн. ун-в., IV, биол. сер. — Грабарь В. А. (1953). Изучение семенного возобновления горной сосны в Закарпатье. Научн. зап. Ужгородск. гос. ун-в., VIII. — Гребенщикова О. (1957). Вертикальная поясность растительности в горах восточной части Западной Европы. Бот. журн., 6. — Гроссет Г. Э. (1959). Кедровый стланик. Изд. Моск. общ. испыт. припр., нов. сер., отд. бот., 12 (XX). — Долоуханов А. Г. (1956). Субальпийские криволесья Кавказа. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Еленевский Р. А. (1940). Горные луга Евразии как ландшафтно-географическое явление. Землеведение. Бюлл. МОИП, пов. сер., 1 (XLI). — Зеров Д. К. (1950). Основные черты последовательной истории растительности Украинской ССР. Тр. конф. по спорово-пыльцев. анализу 1948 г., М. — Зеров Д. К. (1952). Нарис розвитку рослинності на території Української РСР у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень. Бот. журн. АН УРСР, IX, 4. — Ильинский Л., 3—4. — Козий Г. В. (1950). Четвертичная история восточно-карпатских лесов. Автореф. диссерт., Львов. — Козий Г. В. (1954). Линнея північна (*Linnaea borealis* L.) в Радянських Карпатах. Наукові записки Львівськ. наук. природознав. музею АН УРСР, III. — Комендар В. П. (1954). Растительность горного хребта Черногора в Восточных Карпатах и ее значение в народном

хозяйстве. Автореф. диссерт., Киев. — Комендар В. П. (1960). Угруппирование зеленой вильхи в Украинских Карпатах. В збірн.: Конференц. по вивченню флори і фауни Карпат та прилеглих територій. — Косец М. П. (1949). Нарис рослинності гірської частини Закарпатської області УРСР. Бот. журн. АН УРСР, VI, 1. — Павренко Е. М. (1958а). На XI Международной ботанико-географической экскурсии в Восточных Альпах. II. Поясность растительности Северных известняковых Альп и Тироля. Бот. журн., 2. — Павренко Е. М. (1958б). О положении лесной части Кавказа в системе ботанико-географического районирования Палеарктики. Бот. журн., 9. — Малиновский К. А., I. В. Бережний. (1956). Матеріали до вивчення чагарничкових і напівчагарничкових пустинь Східних Карпат. Наукові записки природознав. музею Львівськ. філіалу УРСР, V. — Нейштадт М. П. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. — Пол Э. (1957). Палеоботанические исследования в Румынии и их главные результаты. Бот. журн., 3. — Попов М. Г. (1949). Обзор растительности и флоры Карпат. — Работнов Т. А. и Я. С. Меднис. (1936). Ольха как азотсобирающий. Природа, 6. — Руденко Х. Ю. (1951). До питання про рослинність полонини Закарпаття. Наукові записки Ужгородск. державн. ун-в., IV, биол. сер. — Руденко Ф. Е. (1960). К познанию криволесий Карпат. Пробл. бот., V, Матер. по изуч. флоры и растит. высокогорий. — Серебряков Н. Г. (1954а). Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосемянных. Уч. зап. Моск. гор. нед. инст. им. В. П. Потемкина, XXXVII, 2. — Серебряков Н. Г. (1954б). О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород елового пояса Европейской части СССР. Бюлл. МОИП, LIX, 1. — Серебряков Н. Г. (1954в). О морфогенезе жизненной формы стланика у туркестанского и казахского можжевельников. Бюлл. МОИП, отд. биол., LIX, 5. — Серебряков Н. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосемянных растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., LX, 3. — Серебряков Н. Г. и М. Б. Чернышева. (1955). О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных *Ericaceae*. Бюлл. МОИП, отд. биол., LX, 2. — Станюкович К. В. (1955). Основные типы поясности в горах СССР. Изв. Всес. геогр. общ., 87, 3. — Стойко С. М. (1960). Цікаве місцезнаходження нового для Українських Карпат виду — ялівцю козачого (*Juniperus sabina* L.). Українськ. бот. журн., XVII, 3. — Сукачев В. Н. (1926). Болота, их образование, развитие и свойства. — Тихомиров Б. А. (1949). Кедровый стланик, его биология и использование. — Толмачев А. П. (1948). Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария. Бот. журн., 2. — Фодор С. С. (1960). Ботанико-географическое районирование высокогорной растительности Закарпатья. Пробл. бот., V, Матер. по изуч. флоры и растит. высокогорий. — Ярошенко П. Д. (1951а). О природной динамике верхней границы леса в Карпатах. ДАН СССР, 81, 1. — Ярошенко П. Д. (1951б). О флористическом составе Карпатских сосновых криволесий в связи с их историей. ДАН СССР, 81, 5. — Ярошенко П. Д. (1951в). К вопросу о переделье природы в полосе верхней лесной границы Карпат. Тез. докл. делегатск. совещ. Всес. бот. общ., 1. — Вроскшан-Яеросх Н. (1919). Baumgrenze und Klimacharakter. Beitrag zur Geobot. Landesaufnahme der Schweiz, 6. — Sulma T. (1929). Kosodrzewina i jej zespolu w Gorganach. Acta Soc. Bot. Poloniae, VI, 2. — Trampler T. (1937). Kosodrzewina w Gorganach. Acta Soc. Bot. Poloniae, XIV, 1.

Институт ботаники  
Академии наук УССР,  
г. Киев.

#### ON THE TIMBER-LINE AND ON THE FORESTS OF STUNTED AND PROSTRATE TREES IN THE HIGH-MOUNTAIN ZONE OF THE SOVIET CARPATHIANS

By N. I. Kosetz

#### SUMMARY

The article gives the data on the altitudinal level of the timber-line in the Soviet Carpathians and shows the main principles of the distribution of the stunted and prostrate tree and prostrate shrub forest formations in these mountains. The author dwells on the forests of stunted beech (*Fagus sylvatica*) and European spruce (*Picea excelsa*), on the forests of prostrate pine (*Pinus mughus*) and alder (*Alnus viridis*) and on the formations of prostrate shrubs (*Juniperus sibirica* and *Rhododendron kotschy*).

A considerable attention is paid to the substantiation of the principle of classification of prostrate arboreal plant formations into formations of stunted trees, prostrate trees and prostrate shrubs, adopted by the author.

Н. С. Новотельнова

**PLASMOPARA HALSTEDII (FARL.) BERL. ET DE TONI  
КАК СБОРНЫЙ ВИД**(О обосновании к таксономическому  
подразделению рода *Plasmopara*  
на сложноцветных)

С 6 рисунками

(Получено 11 X 1961)

При исследовании специализации, а в связи с этим и таксономии возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника — болезни, получившей в настоящее время большое экономическое значение — нами было установлено, что в целом вид *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni мало изучен и требует пересмотра, так как он является сборным видом.

Для *P. halstedii* нами, на основании литературных данных и изучения гербариев, выявлено свыше 80 видов питающих растений, относящихся к 35 родам следующих триб семейства сложноцветных:

Триба *Vernoniae* Cass. — *Elephantopus carolinianus* Willd., *Vernonia baldwinii* Torr., *V. noveboracensis* Willd.

Триба *Eupatorieae* Cass. — *Eupatorium ageratoides* L., *E. purpureum* L., *E. urticifolium* Reichard.

Триба *Astereae* Cass. — *Aster* sp., *Callistephus chinensis* Nees, *Erigeron annuus* (L.) Pers., *E. canadensis* L., *E. philadelphicus* L., *Galatella acutisquamoides* Novopokr., *G. punctata* Lindl., *Galatella* sp., *Heteropappus canescens* (Nees) Novopokr., *Solidago canadensis* L., *S. riddellii* Frank, *S. rigida* L., *S. virgaurea* L.

Триба *Inuleae* Cass. — *Gnaphalium purpureum* L., *G. spatulatum* Lam.

Триба *Heliantheae* Cass. — *Ambrosia artemisiaefolia* L., *A. psilostachya* DC., *A. trifida* L., *Bidens cernua* L., *B. chrysanthemoides* Michx., *B. connata* Muhl., *B. comosa* (Gray) Wiggand, *B. cynapiifolia* H. B. K., *B. discoidea* L., *B. frondosa* L., *B. levis* (L.) B. S. P., *B. trichosperma* (Michx.) Brit., *B. vulgata* Greene, *Coreopsis discoidea* Torr. et Gr., *Dahlia* sp., *Helianthus annuus* L., *H. divaricatus* L., *H. hirsutus* Raf., *H. maximiliani* Shrad., *H. doronicoides* Lam., *H. grosse-serratus* Martens, *H. longifolius* Pursh., *H. nuttallii* Torr. et Gr., *H. occidentalis* Riddell., *H. scaberrimus* Ell., *H. strumosus* L., *H. subrhomboides* Rydb., *H. subtomentosus* Boncz., *H. trachelifolius* Willd., *H. tuberosus* L., *Iva xanthifolia* Nutt., *Madia sativa* Molina, *Ratibida pinnata* (Vent.) Barnh., *Rudbeckia hirta* B., *R. laciniata* L., *R. triloba* L., *Silphium integrifolium* Michx., *S. laciniatum* L., *S. perfoliatum* L., *S. terebinthaceum* Jacq., *S. trifoliatum* L., *Verbesina encelioides* (Cav.) Benth. et Hook., *V. encelioides* var. *exauriculata* Rob. et Greenm., *Xanthium canadensis* Mill., *X. strumarium* L.

Триба *Anthemideae* Cass. — *Achillea clusiana* Tausch., *A. umbellata* Sibth. et Sm., *Artemisia absinthium* L., *A. dracunculus* Pursh., *A. ludoviciana* Nutt., *A. vulgaris* L., *Chamaemelum caucasicum* (W.) Boiss., *Cotula (Cenia) turbinata* L., *Lasiospermum radiatum* Trev.

Триба *Senecioneae* Cass. — *Caralia suarcolens*, *Erechtites hieracifolia* (L.) Raf.

Триба *Cynareae* Cass. — *Centaurea cyanus* L., *Centaurea* sp., *Saussurea alpina* DC.

Триба *Cichorieae* Reichb. — *Scorzonera hispanica* L., *S. humilis* L., *Tragopogon dubius* Scop. subsp. *dubius* (Scop.) Schinz et Thellung, *T. dubius* Scop. subsp. *major* (Jacq.) Vollman, *T. pratensis* L.

Известно, что грибы, относящиеся к роду *Plasmopara*, обладают в общем сравнительно узкой специализацией, однако отдельные, в том числе близкие виды различаются по широте круга питающих растений. Изучение *P. rugosa* (Unger) Schröter, паразитирующего на *Ranunculaceae* показало приуроченность его к отдельным видам питающих расте-

ний. Так, Бенуа (1931 г.) выделил из него *P. dichotomae* Ch. Benois на *Anemone dichotoma* L. а Т. Савулеску и О. Савулеску (Savulescu T. și O. Savulescu, 1951) — *P. anemones-ranunculoides* Tr. et O. Savul. на *A. ranunculoides* L.; *P. anemones-nemorosae* Tr. et O. Savul. на *A. nemorosa* L.; *P. hellebori-purpurascens* Tr. et O. Savul. на *Helleborus purpurascens* L. и *P. isopyri-thalictroidis* (Wartenw.) Tr. et O. Savul. на *Isopyrum thalictroides* L. Аналогично этому *P. pusilla* (de Bary) Schröter разделена Савулеску (1951) на виды, приуроченные к отдельным видам рода *Geranium* L. Видовая приуроченность известна также и у *P. obducens* Schröter, паразитирующей на *Impatiens noli-tangere* L. Более широкая специализация встречается, например, у *P. viticola* Berl. et de Toni, поражающей представителей сем. *Vitaceae* Lindl. — виды *Vitis*, *Ampelopsis* и *Cissus* (Grünzel, 1959, и др.); однако и здесь установлено наличие и биологических форм (Savulescu, 1951), и морфологических разновидностей (Головина, 1955). По данным физиологических и биометрических исследований Т. и О. Савулеску (1951), *P. nivea* (Mart.) Schröter, паразитирующая на *Umbelliferae*, состоит из многих видов с неодинаковой широтой специализации, приуроченных к отдельным видам, родам и группам родов сем. зонтичных.

*P. halstedii* на сложноцветных — обширном семействе, насчитывающем 380 родов, относящихся к 13 трибам, — несомненно не является широко специализированным в пределах данного семейства, как это до сих пор принято было считать, а представляет собой сборный вид, недостаточно изученный. Этот взгляд, высказанный в свое время некоторыми исследователями, изучавшими пероноспоровые грибы (Stevens, 1921; Fitzpatrick, 1930, и др.), находит подтверждение и в наших исследованиях.

Критический пересмотр вида был осуществлен Савулеску (Savulescu, 1941). Он рассмотрел образцы гриба вначале на тринадцать, а впоследствии (1955—1956) еще на четырех видах сложноцветных, а именно на *Achillea clusiana*, *A. umbellata*, *Chamaemelum caucasicum*, *Cotula (Cenia) turbinata*, *Elephantopus carolinianus*, *Eupatorium ageratoides*, *E. purpureum*, *Helianthus annuus*, *H. doronicoides*, *H. tuberosus*, *Helianthus* sp., *Lasiospermum radiatum*, *Silphium perfoliatum*, *S. terebinthaceum*, *Scorzonera humilis*, *Tragopogon dubius* subsp. *dubius*, *T. dubius* subsp. *major*, *T. pratensis*. На основании биометрического исследования этих образцов Савулеску выделил на *Tragopogon* и *Scorzonera* два новых вида, отличающихся от *P. halstedii* морфологией спороношения.

Нашей задачей было исследовать образцы растений из сем. сложноцветных, пораженных *P. halstedii*, собранных на территории Советского Союза и других стран, хранящихся в гербариях Лаборатории микологии имени А. А. Ячевского Всесоюзного института защиты растений и Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР. Основой исследований были эксперименты, имевшие целью изучение специализации возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника, проводившиеся на Кубанской опытной станции ВПР в 1960 и 1961 гг. В опытах применялся метод инокуляции растений.

В данной работе род *Plasmopara* рассматривается нами на растениях шести триб сем. сложноцветных — *Eupatorieae*, *Astereae*, *Inuleae*, *Cynareae*, *Heliantheae* и *Cichorieae*, в частности на *Ambrosia psilostachya*, *Artemisia absinthium*, *A. dracunculus*, *A. vulgaris*, *Aster alpinus*, *Bidens frondosa*, *B. vulgata*, *Callistephus chinensis*, *Erigeron canadensis*, *Eupatorium ageratoides*, *Galatella punctata*, *Galatella* sp., *Gnaphalium purpureum*, *Helianthus annuus*, *H. debilis*, *H. doronicoides*, *H. lenticularis*, *H. strumosus*, *H. subrhomboides*, *Heteropappus canescens*, *Iva xanthifolia*, *Ratibida pinnata*, *Saussurea alpina*, *Scorzonera hispanica*, *Silphium integrifolium*, *S. terebinthaceum*, *Solidago virgaurea*, *Tragopogon pratensis* и *Xanthium strumarium*. На 24 видах питающих растений, приведенных выше, грибок до сего времени критически не рассматривался. Образцами гриба на растениях-хозяевах, относящихся к трибам *Vernoniae* и *Senecioneae*, мы не располагали.

Полученные результаты показывают, что на растениях разных триб сложноцветных род *Plasmopara* представлен видами и формами, резко различающимися по ряду признаков — физиологических, экологических и морфологических. Всего дифференцировано 10 видов и 12 специализированных форм,<sup>1</sup> в том числе 2 вида, выделенные ранее Савулеску (1941).

Классификация видов *Plasmopara* на сложноцветных проводится нами на основе приуроченности их к источникам питания с привлечением в качестве дополнительных признаков их морфологических особенностей. Принципом разделения на виды является принадлежность питающего растения к определенной трибе сем. *Compositae* соответственно системе де Далла Торре и Харме (de Dalla Torrest et Harms, 1905—1907). В тех случаях, когда на растениях, относящихся к одной и той же трибе, обнаруживаются организмы, различающиеся по нескольким признакам, они также рассматриваются нами как разные виды. К специализированным формам нами относятся такие, которые встречаются на близких видах и родах питающих растений, имеют общность в строении спорангиеносного аппарата, но отличаются по величине и форме спор.

Видовое название *P. halstedii* сохраняется нами для гриба, поражающего растения трибы *Eupatorieae*, на одном из представителей которой данный вид был впервые найден, а затем описан на сложноцветных Фарловым (Farlow, 1883). На *Tubuliflorae* нами описано 7 новых видов и 12 специализированных форм, из которых 2 вида и 4 формы приурочены к растениям трибы *Astereae*, 1 вид к трибе *Inuleae*, 3 вида и 8 форм к трибе *Heliantheae* и 1 вид к трибе *Cynareae*. На *Liguliflorae* одному из видов, описанных ранее Савулеску, присвоено новое название, в связи с тем, что прежнее является омонимом.

У пораженных растений обнаруживается типичное диффузное проявление болезни в виде угнетения роста и других симптомов или наблюдаются отдельные разбросанные мелкие или крупные пятна с густым и плотным, иногда нежным, едва заметным налетом (рис. 1, 2, 3, 4).

Разнообразие в строении спорангиеносного аппарата выявляется в характере спорангиеносцев, их высоте и толщине, форме и размерах конечных разветвлений и зооспорангиев (измерялось по 200 зооспорангиев или меньше, в зависимости от наличия материала).

Спорангиеносцы короткие, относительно толстые и мало разветвленные являются отличительным признаком *P. astereae* Novot., высокие спорангиеносцы с длинными гибкими ветвями свойственны, например, *P. angustiterminalis* Novot. Конечные разветвления спорангиеносцев полиморфные, одно-, двух- и многозубчатые (рис. 5, а—д), у некоторых видов, например у *P. angustiterminalis* и *P. savulescui* (Savul.) Novot., преобладают пероопоспоровидные (б) и без расширений; для видов *P. halstedii* (Farl.) Berl. et de Tori и *P. helianthi* Novot. характерны бремнеподобные окончания (г, д), часто сложные алебардовидные (е). Стеригмы у всех видов с небольшими зубчиками (з), короткие или удлинненные, у большинства узкие и прямые, иногда уплощенные на вершине, как у *P. gnaphalii* Novot., у отдельных видов, например у *P. astereae* и *P. solidaginis* Novot., собранные на подушковидном основании (ж), сидящем на ветвях или непосредственно на спорангиеносце.

Зооспорангии яйцевидные характерны для *P. halstedii* (рис. 5, 1), крупные эллипсоидальные для *P. savulescui* (7), эллипсоидальные с уплощенными боками для *P. helianthi* (2), шаровидные для *P. sphaerosperma* Savul. (8), лимбовидные и сливовидные с сохраняющейся ножкой для форм *P. astereae* (4, 5, 6). Размеры зооспорангиев приведены на таблице.

<sup>1</sup> Диагнозы видов и форм публикуются отдельно (Тр. конф. по защите растений. ЭССР, 1966; Тр. Микологического симпозиума, Литовск, ССР, 1961; Бот. матер. отд. спорных БИИ, т. 16, 1962).

# Морфологические особенности видов рода *Plasmopara* на сложноцветных

Трибы семейства сложноцветных	Виды и формы	Морфологические признаки видов и форм			
		ооспора (и з)	зооспорангии (в з)		форма ширина
			длина	ширина	
<hr/>					
<i>A. Tubuliflorae</i>					
<i>Eupatorieae</i>	<i>P. halstedii</i> . . . . .	24—30	17,60 ± 0,06	13,70 ± 0,06	1,27
	<i>P. asterea</i>				
<i>Astereae</i>	f. <i>asterea</i> . . . . .	—	29,64 ± 0,04	19,90 ± 0,04	1,48
	f. <i>callistephi</i> . . . . .	—	25,50 ± 0,03	17,86 ± 0,06	1,42
	f. <i>galatellae</i> . . . . .	39—51	26,34 ± 0,13	18,66 ± 0,04	1,46
	f. <i>heteropappi</i> . . . . .	39—60	27,45 ± 0,08	19,20 ± 0,06	1,43
	<i>P. solidaginis</i> . . . . .	27—45	19,98 ± 0,06	16,04 ± 0,07	1,25
<i>Inuleae</i>	<i>P. gnaphalii</i> . . . . .	—	15,78 ± 0,02	13,80 ± 0,19	1,14
	<i>P. helianthi</i>				
<i>Heliantheae</i>	f. <i>helianthi</i> . . . . .	15—32	19,72 ± 0,05	15,30 ± 0,05	1,29
	f. <i>perennis</i> . . . . .	—	20,85 ± 0,06	16,41 ± 0,10	1,27
	f. <i>pateus</i> . . . . .	—	18,78 ± 0,08	16,50 ± 0,13	1,13
	<i>P. affinis</i> . . . . .	—	—	—	—
	f. <i>affinis</i> . . . . .	—	19,70 ± 0,09	16,56 ± 0,15	1,20
	f. <i>silphii</i> . . . . .	18—21	20,10 ± 0,09	16,05 ± 0,10	1,23
	<i>P. angustiterminalis</i>				
	f. <i>angustiterminalis</i> . . . . .	27—30	17,80 ± 0,05	14,20 ± 0,04	1,15
	f. <i>bidentis</i> . . . . .	27—45	16,70 ± 0,10	13,60 ± 0,12	1,22
	f. <i>ambrosiae</i> . . . . .	—	15,50 ± 0,03	13,30 ± 0,05	1,15
<i>Cynareae</i>	<i>P. saussureae</i> . . . . .	—	18,75 ± 0,04	15,78 ± 0,05	1,18
<i>B. Liguliflorae</i>					
<i>Cichorieae</i>	<i>P. savulescui</i> . . . . .	—	30,15 ± 0,16	19,95 ± 0,06	1,51
	<i>P. sphaerosperma</i> . . . . .	—	24,57 ± 0,04	21,21 ± 0,06	1,11

В таблице цифры показывают разнохарактерность морфологии зооспорангиев. Величина ошибки (а также средняя ошибка — показатель достоверности данных) позволяет считать полученные результаты достаточно точными. Таблица подтверждает несомненное существование резких различий в величине (и форме) зооспорангиев. Это хорошо заметно при сравнении средних данных для длины и ширины и их индекса у зооспорангиев видов, приведенных в таблице. Вместе с тем у специализированных форм, относящихся к одному и тому же виду, становится очевидной общность признаков. Например, специализированные формы *P. astereae* характеризуются крупными размерами зооспорангиев с индексом 1.4 (длина почти в полтора раза превышает ширину); специализированные формы *P. helianthi* имеют зооспорангии меньшей величины, с индексом 1.2—1.3, но одна из форм имеет более округлые зооспорангии с индексом 1.13.

Существенным обстоятельством, также подкрепляющим наши материалы о наличии на сложноцветных ряда видов рода *Plasmopara*, является обнаружение у некоторых из них ооспор различной морфологии. В большом количестве ооспоры найдены в листьях пораженных растений, относящихся к трибе *Astereae* — *Galatella* sp., *Heteropappus canescens* и *Solidago virgaurea* (рис. 6, а, б, в); для них характерны крупные размеры (диаметр до 60 м), сравнительно гладкая многослойная оболочка и ярко-золотистая окраска. Ооспоры в листьях растений, относящихся к трибе

*Heliantheae* — *Helianthus annuus*, *Silphium terebinthaceum*, *Bidens ciliolata* и других, имеют свои отличительные признаки: они мелко- (15) 23—32 (45) μ в диаметре, с мелко- и слабоокладчатой оболочкой, светложелтой окраски (рис. 6, 2—3с).

Вид *P. halstedii*, в его прежнем понимании, представляется как бы космополитом, вследствие того, что на разных растениях он встречается



Рис. 1. Пораженный лист *Eupatorium purpureum*.



Рис. 2. Пораженный лист *Solidago virgaurea*.

в местностях, резко различающихся по климатическим условиям, например в Румынии и на Кольском полуострове, Киргизии и Швеции и т. п. Эти факты наводят на мысль о дифференциации внутри вида. Действительно, рассмотрение мест обитания отмеченных нами видов и форм выявляет приуроченность их к определенным географическим условиям.

*P. halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni (в ином понимании) на видах рода *Eupatorium* встречается в Северной Америке. От других видов отличается по морфологии и физиологической специализации. При искусственном заражении *E. purpureum*, *E. ageratoides* и *E. cannabinum* на разных фазах развития растений жизнеспособными зооспорами возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника положительного результата не получено, несмотря на создание максимально благоприятных условий опыта.

*P. asterca* f. *callistephi* Novot. на астрах встречается в Сибири, где найдена вначале в Омске М. К. Зингер (1928 г.), а затем в Новосибирске М. В. Поздренко (1960 г.). *P. asterca* f. *asterca* Novot. и f. *galatellae* Novot. обнаружены в горных районах Киргизии: f. *asterca* во Фрунзенской области, в Келинском районе И. Гамалинской (1957 г.), f. *galatellae* в Омской области, Омском районе В. А. Траншелем (1900 г.) и в Неемы-Кульской

области в урочище Туртень А. Поспеловым (1947 г.). *P. asterca* f. *heterorapae* Novot. найдена в Туркмении, в горном районе Кара-Ката С. Анвадиным (1959 г.).

*P. solidaginis* на *S. lidago cirgaurea* неоднократно отмечена в северной части Европы: в Швеции Г. Лагергеймом (1897 г.), в окрестностях Лейпцига В. А. Траншелем (1917 г.) и Л. Арчевым (1918 г.), на Кольском п-ве В. А. Траншелем (1935 г.). Неудачное заражение растений грибом *Astercae*, в частности видов *Aster* и *Solidago* (в том числе *S. cirgaurea*) в виде *Erigeron* инфицированным материалом, собранным с пораженных ложной мучнистой росой растений подсолнечника, не дали положительного результата.

Из перидоспоревых грибов, паразитирующих на растениях грибом *Astercae*, известен еще вид *Basidiophora entospora* Roze et Cornu, распространяемый в Америке и Европе на видах *Aster*, *Solidago*, *Erigeron* и *Lepilobum*. Впервые он описан на *Erigeron canadensis* во Франции, затем на *Aster novae-angliae* в Америке (1881 г.), затем обнаружен также на *Solidago rigida*, *S. serrulinae*, *S. serrulinae* var. *gigantea* (Онтарио, Канада, 1912 г.) и *S. gymnospermoides* (Миннесота, 1955 г.). Этот вид одно время относили к роду *Plasmopara* в связи с тем, что Шретер (Schröter, 1889) считал род *Basidiophora* с аспергиллоподобными спороангосцими, установленный Роз и Корню (Roze et Cornu, 1869) с родом *Plasmopara*, что было поддержано Саккардо (Saccardo, 1888),

но опровергнуто Фишером (Fischer, 1892) и др. В настоящее время видовое название *Plasmopara entospora* (Roze et Cornu) Schröt. является синонимом *Basidiophora entospora* Roze et Cornu. Имевшийся в гербарии образец на *Aster novae-angliae* оказался принадлежащим к виду *B. entospora*, а образец на *Iva xanthifolia* — к виду *Basidiophora holtermannii*.

*P. gnaphalii* встречается в Северной Америке. Наши опыты по искусственному заражению *Gnaphalium luteo-album* жизнеспособными спорами возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника дали отрицательный результат.

*P. helianthi*, в частности f. *helianthi*, встречается в Северной Америке, а также в некоторых странах Южной и Средней Европы. *P. helianthi* f. *perennis* Novot. и f. *patens* Novot. — только в условиях Северной Америки. Следует отметить, что еще Фарлов (1883) приводил гриб на *Helianthus* в качестве примера отклонения от описанного им типа *P. halstedii*. Также имеются указания на резкие морфологические различия у грибов на питающих растениях, относящихся к родам *Helianthus* и *Eupatorium* (Wilson, 1907). В результате проведенного нами искусственного заражения растений видов *Helianthus* жизнеспособными спорами с пораженного



Рис. 3. Пораженный лист *Xanthium strumarium*.

подсолнечника положительный эффект был получен только в случаях инокуляции однолетних видов рода *Helianthus* — *H. annuus*, *H. debilis*, *H. lenticularis*, а также межвидовых гибридов, у которых материнская форма является однолетником. Многолетние виды рода *Helianthus*, участвовавшие в опыте, — *H. angustifolius*, *H. grosse-serratus*, *H. macrophyllus*, *H. mollis*, *H. rigidus* и *H. tuberosus* ни в одном случае не заразились (Новотельнова, 1960).

На *H. tuberosus* гриб был в 1892 г. обнаружен Н. Н. Спешневым в Грузии, однако подтверждения данных о распространении его где-либо в Европе на *H. tuberosus* в современной литературе нет. По северо-американским данным, гриб на *H. tuberosus* заметно отличается по морфологии (Фарлов, 1883).

*Plasmopara affinis* Novot. f. *affinis* Novot. и *f. silphii* Novot. на видах *Ratibida* и *Silphium* встречается в Северной Америке. В наших опытах инокуляция *Rudbeckia fulgida* спорами возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника не вызвала положительного эффекта.

*P. angustiterminalis* распространена сравнительно широко. Специализированная форма *f. angustiterminalis* найдена М. К. Хохряковым (1960 г.) на *Xanthium strumarium* в Закарпатье, в Принавском районе; *f. bidentis* Novot. и *f. ambrosiae* Novot. — в Северной Америке. Фарлов (Farlow, 1883) подчеркивает, что морфология *Plasmopara* на *Bidens* и *Ambrosia* сильно отличается от таковой на *Helianthus*. В наших опытах растения нескольких видов рода *Bidens* не заразились от инфекционного

Рис. 4. Пораженный лист *Callistephus chinensis*.

материала, взятого с пораженного подсолнечника.

*P. saussureae* Novot. на видах *Saussurea* отмечается только в Европе, в частности в Швеции Г. Ладергеймом (1897 г.) и И. А. Нанифельдтом (1933 г.). Растения *Saussurea alpina*, инокулированные нами спорами возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника, не показали признаков заражения.

*P. saulescui* на видах *Scorzonera* распространена в Европе, в частности обнаружена в Германии, в Уитерфракене (1907 г.), а также в Румынии, где ее нашел Савулеску (1941). Инокулирование *Scorzonera hispanica* и *S. taurica* жизнеспособным материалом, собранным с пораженного подсолнечника, не дало положительного результата.

*P. sphaerosperma* на видах и подвидах *Tragopogon* имеет относительно широкий географический ареал. Этот вид встречается в Европе, причем его находят и на юге (Богемия, 1872; Италия, 1880; Румыния, 1927; Швейцария, 1933) и на севере (Ленинградская область, 1956). Заражения *T. pratensis* спорами возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника в наших опытах вызвать не удалось. *P. sphaerosperma* и *P. saulescui*

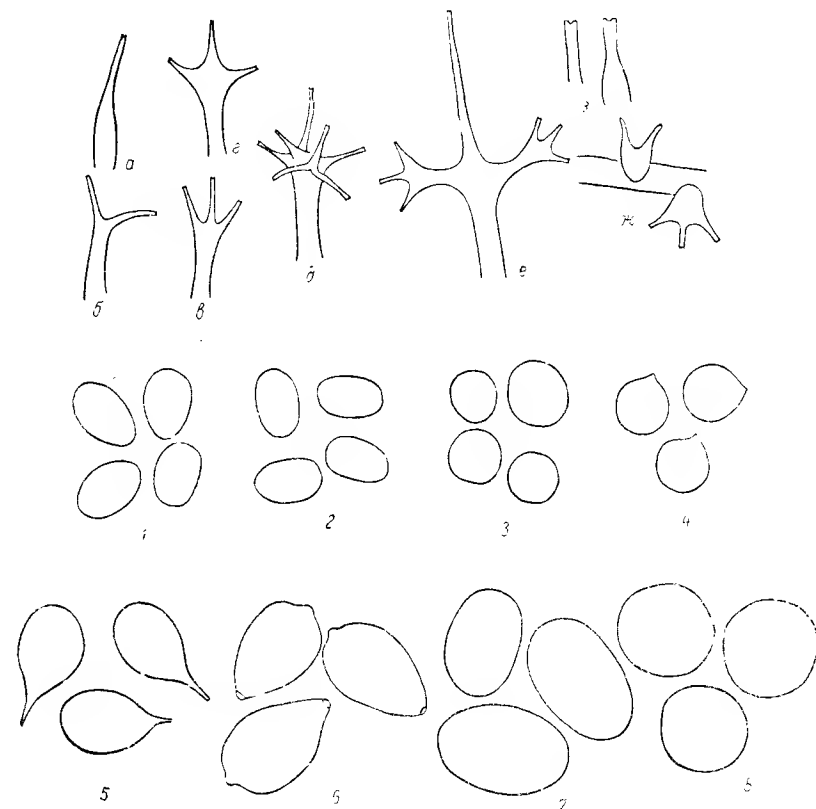


Рис. 5. Морфология спорангиеносного аппарата видов рода *Plasmopara* на сложноцветных.

a — форма конечных разветвлений спорангиеносцев; 1—8 — форма и сравнительные размеры зооспорангиев.

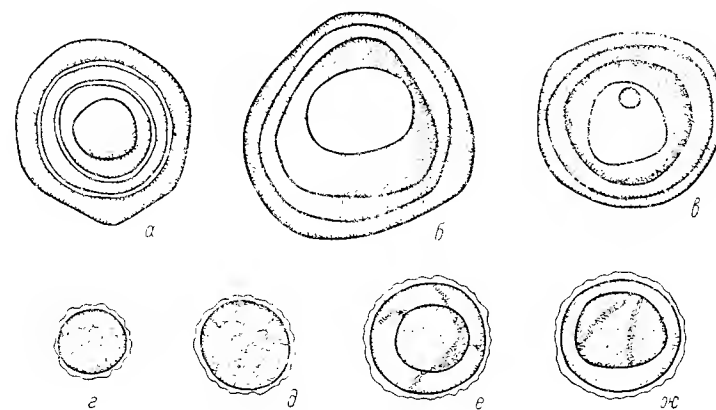


Рис. 6. Особенности морфологии ооспор видов *Plasmopara* на сложноцветных.

Ооспоры и: а — *Callistephus* sp.; б — *Helianthus annuus*; в — *Helianthus annuus*; г — *Silphium lachnoides*; д — *Xanthium strumarium*; е — *Rubus uliginosus*.



являются по морфологии спорангиеносного аппарата особенно крупными формами, причем в строении конечных ветвей и стеригм у них проявляется сходство с представителями рода *Peronospora*. Надо сказать, что хранящиеся в наших гербариях под названием *P. halstedii* образцы гриба на сложноцветных, относящиеся к трибе *Anthemideae* (род *Artemisia*, виды *A. absinthium*, *A. dracunculifolia*, *A. vulgaris*), после просмотра оказались принадлежащими к виду *Peronospora sulphurea* Gäm. Некоторые особенности последнего, паразитирующего тоже на сложноцветных, сближают его с родом *Plasmopara*, в частности расширенные концы ветвей и нередко встречающиеся вместо обычных двухзубчатых — трехзубчатые окончания: это и явилось причиной ошибочного определения гриба.

Рассматривая вопрос о распространении видов рода *Plasmopara* на сложноцветных, следует сказать, что в литературе приводятся ошибочные сведения о том, что в Европе *P. halstedii* (в прежнем понимании вида) впервые был найден в России. Это неверно, так как первая находка гриба на *Helianthus tuberosus* и *Madia sativa* (по данным Спенсера, 1897) относится к 1892 г., тогда как на *Tragopogon* он был обнаружен на двадцать пять лет раньше в Богемии (1872). Если же иметь в виду первое появление гриба в Европе на культурном подсолнечнике, то оно отмечено, как известно, в Советском Союзе значительно позже, чем в других европейских странах.

Данные о распространении гриба в Японии (Roger, 1951, и др.), по всей вероятности, также неверны и являются следствием недоразумения. Дело в том, что первые обстоятельные исследования гриба на подсолнечнике были осуществлены японцем Нисимурой (Nishimura, 1922, 1926), который проводил эти работы не в Японии, а в США.

Ниже приводится таблица видов рода *Plasmopara* на сложноцветных.

### Виды рода *Plasmopara* на *Compositae* Vaill.

#### A. Паразиты на представителях *Tubuliflorae* DC.

##### I. На растениях трибы *Eupatorieae* Cass.

###### 1. На видах р.р. *Eupatorium*.

Спорангиеносцы хорошо развитые, разветвленные, в местах разветвлений часто немного вздутые, конечные ветви редко расширенные, стеригмы в количестве 4—6. Зооспорангии яйцевидные. Ооспоры мелкие, со слабо бугорчатой оболочкой. . . . . *Plasmopara halstedii* (Farlow) Berl. et de Toni.

##### II. На растениях трибы *Astereae* Cass.

###### 1. На видах р.р. *Aster*, *Callistephus*, *Galatella*, *Heteropappus*.

Спорангиеносцы короткие, утолщенные, малоразветвленные, часто с недоразвитыми ветвями. Зооспорангии крупные, лимонovidные, сливовидные, яйцевидные, обычно на ножке. Ооспоры с многослойной, сравнительно гладкой оболочкой, ярко-золотистые. . . . . *Plasmopara asterea* Novot.

а. На растениях р. *Aster*. Зооспорангии лимонovidные, с бугорком и небольшой ножкой. . . . . f. *asterea* Novot.

б. На растениях р. *Callistephus*. Зооспорангии сливовидные, вытянутые у основания, с ножкой. . . . . f. *callistephi* Novot.

в. На растениях р. *Galatella*. Зооспорангии яйцевидные. . . . . f. *galatellae* Novot.

г. На растениях рода *Heteropappus*. Зооспорангии яйцевидные. . . . . f. *heteropappi* Novot.

###### 2. На видах р. *Solidago*. Спорангиеносцы развитые, мало разветвленные. Зооспорангии овальные, слегка вытянутые у основания. . . . . *Plasmopara solidaginis* Novot.

##### III. На растениях трибы *Inuleae* Cass.

###### 1. На растениях р. *Gnaphalium*. Спорангиеносцы хорошо развитые. Конечные ветви с притупленными концами. Зооспорангии округлые. . . . . *Plasmopara gnaphalii* Novot.

##### IV. На растениях трибы *Heliantheae* Cass.

###### 1. На растениях р. *Helianthus*. Спорангиеносцы хорошо развитые, с ветвями 1, 2 и 3 порядка. Конечные ветви полиморфные, большей частью расширенные, с многочисленными, удлиненными стеригмами. Зооспорангии яйцевидные, с утолщенными боками, реже яйцевидные. Ооспоры мелкие, с тонко-бугорчатой оболочкой, светло-желтые. . . . . *Plasmopara helianthi* Novot.

а. На однолетних видах р. *Helianthus*. Миселий однолетний. Зооспорангии с утолщенными боками. . . . . f. *helianthi* Novot.

б. На многолетних видах р. *Helianthus*. Миселий многолетний. Зооспорангии с утолщенными боками. . . . . f. *perennis* Novot.

в. Зооспорангии яйцевидные. . . . . f. *pulegi* Novot.

###### 2. На растениях р.р. *Ratibida* и *Silphium*. Спорангиеносцы хорошо развитые, ветвями сравнительно короткими и жесткими. Конечные ветви часто расширенные. Зооспорангии довольно крупные, яйцевидные. Ооспоры с тонко-бугорчатой оболочкой, светло-желтые. . . . . *Plasmopara affinis* Novot.

а. На растениях р. *Ratibida*. . . . . f. *ratibida* Novot.

б. На растениях р. *Silphium*. . . . . f. *silphii* Novot.

###### 3. На растениях р. р. *Xanthium*, *Bidens* и *Ambrosia*. Спорангиеносцы с длинными, гребными ветвями и узкими окончанием. Стеригмы короткие. Зооспорангии относительно мелкие. . . . . *Plasmopara angustiterminalis* Novot.

а. На растениях р. *Xanthium*. . . . . f. *angustiterminalis* Novot.

б. На растениях р. *Bidens*. . . . . f. *bidentis* Novot.

в. На растениях р. *Ambrosia*. . . . . f. *ambrosia* Novot.

##### V. На растениях трибы *Cynareae* Cass.

###### 1. На растениях р. *Saussurea*. Спорангиеносцы хорошо развитые, разветвленные. Ветви короткие. Стеригмы малоизогнутые. Зооспорангии овальные. . . . . *Plasmopara saussureae* Novot.

##### Б. Паразиты на представителях *Liguliflorae* DC.

###### 1. На растениях трибы *Cichorieae* Reichb.

###### 1. На растениях р. *Scorzonera*. Спорангиеносцы крупные. Стеригмы часто двухзубчатые, пероносороподобные. Зооспорангии крупные, эллипсоидальные. . . . . *Plasmopara scorzonae* (Savul.) Novot.

###### 2. На растениях р. *Tragopogon*. Зооспорангии шаровидные. . . . . *Plasmopara sphaerosperma* Savul.

В заключение следует остановиться на некоторых вопросах, вытекающих из результатов данной работы, которые касаются вообще всех исследований по систематике фитопатогенных грибов.

Нередко вопросам систематики грибов уделяется недостаточное внимание, пока какой-либо гриб не нанесет существенного ущерба сельскому хозяйству, в связи с чем он оказывается в центре внимания исследователей.

Пероноспоровые грибы — опасные паразиты многих, в том числе и культурных растений, требуют пристального к себе внимания. В последние годы стимулом развития работ по биологии и систематике пероноспоровых грибов явились внезапные эпифитотии в европейских странах новых вредоносных болезней, таких, как ложная мухлостая роса подсолнечника, пероноспороз табака и др. Для разработки мер борьбы с этими болезнями прежде всего потребовалось выяснение вопроса — насколько широка специализация паразитов и какие питающие растения из дикорастущих и сорных, помимо основной культуры, могут явиться накопителями и резервуарами инфекции.

Вид *P. halstedii*, установленный в прошлом веке, остался до нашего времени почти в том же застывшем состоянии, в каком был описан ранее. По имеющимся данным, он представляется многоядным и космополитическим.

Проведенными нами исследованиями выявлена система видов, составляющих прежний сборный вид *P. halstedii*. Каждый из этих видов четко обособлен от других видов того же рода, паразитирующих на сложноцветных, своими физиологическими, эколого-географическими и морфологическими особенностями. Этой же работой был установлен круг питающих растений возбудителя ложной мухлостой росы подсолнечника и внесена ясность в запутанный вопрос относительно географического ареала данного вида.

Из рассмотренных нами видов особое практическое значение имеют *P. helianthi* f. *helianthi* и *P. asterea* f. *callistephi* как паразиты культурных растений. Первый из них в настоящее время является до некоторой степени уже изученным, тогда как второй, несмотря на высокую вредоносность и широкое распространение в условиях Сибири, еще совершенно не затронут исследованиями.

Большой интерес представляет вопрос о путях возникновения этих видов. *P. helianthi* является безусловно интродуцированным видом. Что же касается *P. asterea* f. *callistephi*, то эта форма до сих пор нигде, кроме Сибири, не обнаружена. Следовательно, в данном случае интродукция не могла иметь место. Нет оснований предполагать и возможность перехода гриба на астры с других питающих растений, так как из сложноцветных грибов встречается в Сибири только на астрах. В условиях же Краснодарского края, где *P. helianthi* f. *helianthi* широко распространена на подсолнечнике, астры не поражаются этой формой гриба ни в естественных условиях, ни при искусственном заражении.

Для выяснения происхождения выявленных нами видов и путей возникновения новых болезней, что важно для предупреждения их распространения на полях нашей страны, большое значение имеют микоплористические исследования, ведущиеся на территории Советского Союза и других стран, особенно работы по экспериментальной систематике применительно к данной группе пероноспоровых грибов.

Наша работа аналогично другим исследованиям показывает, что многие вопросы практики сельского хозяйства не могут решаться без привлечения систематики фитопатогенных грибов, и в свою очередь развитие систематики грибов зависит прежде всего от практики сельского хозяйства и диктуется ее запросами.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Головнина Н. П. (1955). Сравнительная характеристика образцов *Plasmopara viticola* Berl. et de Toni из разных стран. Бот. матер. Отд. споровых БИН АН СССР. X. — Новотельнова Н. С. (1960). К вопросу о ложной мучнистой росе подсолнечника. Специализация возбудителя. Докл. конф. по зап. раст. СССР. — Спешнев Н. Н. (1897). Грибные паразиты Кавказа. Матер. для изуч. микологии. флоры Кавказа. Тр. Тифл. бот. сада. 11: 7. — Berlese A. N. (1898). Icones fungorum. *Phycomycetes*. Tab. XX. — Berlese A. N. (1903). Saggio di una Monografia delle *Peronosporaceae*: 193. — de Dalla Torre C. G. et H. H. Arm. (1905—1907). Genera siphonogamarum ad systema Englerianum conscripta. VII (1907): 523. — Farlow W. G. (1883). Notes on some species in the third and eleventh centuries Ellis's North American fungi. Proceed. of Amer. Acad. Art. Sci., 18. — Fischer R. (1931). Die falschen Mehltauipilze (Peronosporaceen). Bundesanst. Pflanzenschutz. 212: 15. — Fitzpatrick H. M. (1930). The lower fungi. *Phycomycetes*: 218. — Grünzel H. (1959). Studien zur Taxonomie und Nomenklatur des falschen Mehltaus der Weinreben (*Peronospora viticola* de Bary). Zentralbl. für Bakt., Parasitenk., Infektionskr. und Hygiene: 454—476. — Nishimura M. (1922—1923). Studies in *Plasmopara halstedii*. Journ. Coll. Agr. Hokkaido Imp. Univ. (Sapporo, Japan). XI, 3 (1922). — Nishimura M. (1926). Studies in *Plasmopara halstedii*. II. Journ. Coll. Agr. Hokkaido Imp. Univ. (Sapporo, Japan). XVII: 1. RAM. 5. — Oudemans C. A. J. A. (1920—1924). Enumeratio systematica fungorum. II—IV. — Roger L. (1951). Phytopathologie des pays chauds. — Roze E. et N. Cornu. (1869). Sur deux types génériques pour la famille des Saprolegniées et des Peronosporées. Ann. des Sci. nat., V. ser. bot., XI. — Saccardo P. A. (1888). Sylloge fungorum. VII: 239, 242. — Savulescu T. (1941). Die auf Compositen parasitierenden *Plasmopara* Arten. Bull. Sect. Ac. Roum., XXIV: 1. — Savulescu T. Si O. Savulescu. (1951). Studiul morfologic, biologic și sistematic al genurilor *Sclerospora*, *Basidiophora*, *Plasmopara* i *Peronosporaceae*. Acad. Rep. Pop. Romana. Bull. sci., III. — Savulescu T. I. V. Anky. (1955—1956). Beitrag zur Kenntniss der Peronosporaceen. Archiv der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg. 11: 336. — Schröter J. (1889). Kryptogamenflora von Schlesien. III, 1: 236. — Stevens P. D. (1921). The fungi which causes plant diseases: 91. — Wilson G. W. (1907). Studies in North American *Peronosporales*. II. *Phytophthora* and *Rhynchospora*. Bull. Torrey Bot. Club. 34: 387.

Всесоюзный институт  
защиты растений.  
Ленинград.

#### PLASMOPARA HALSTEDII (FARL.) BERL. ET DE TONI AS A CONSPECIES (SUBSTANTIATION OF THE TAXONOMIC CLASSIFICATION OF THE SPECIES OF PLASMOPARA INFESTING COMPOSITAE)

By N. S. Novotel'nova

#### SUMMARY

It has been shown by this investigation that *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni is not a single species, but comprises a number of separate species that may be distinguished one from another by a complex of specific characters, physiological, ecologo-geographical and morphological. These species are confined to the hostplants belonging to different tribes of *Compositae*. Each of these species has its own distribution area and conspicuous distinctive features in the morphology of sporangiophores and spores.

It has been established that the genus *Plasmopara* comprises ten separate species and twelve specialized forms infesting *Compositae*. Their brief descriptions and a key for their identification are given.



## В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

Ф. М. Никишин

### ЦВЕТОЧНАЯ ПЫЛЬЦА И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В НАРОДНОМ ХОЗЯЙСТВЕ

В последние годы цветочная пыльца все больше и больше привлекает к себе внимание работников медицины. В связи с этим ищутся способы получения ее в наибольшем количестве. Основным приемом сбора цветочной пыльцы является отбор ее у пчел при возвращении их в улей. Таким способом, например, во Франции в 1958 г. для диетических лабораторий было собрано 10 тонн пыльцы (Темнов, 1959).

Лечебная ценность цветочной пыльцы определяется ее химическим составом. Уже известно, что в ней содержится много витаминов (А, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>3</sub>, В<sub>5</sub>, В<sub>6</sub>, В<sub>12</sub>, В<sub>с</sub>, С, Д, Е, Н, Р, РР) и аминокислот (аргинин, гистидин, лейцин, изолейцин, лизин, метионин, фенилаланин, треонин, триптофан, валин, аспарагиновая кислота, цистин, глутаминовая кислота, глицин, пролин, серин и тирозин) (Седгир, 1954; Нойринг, 1957). Первые десять аминокислот являются «незаменимыми», т. е. такими, которые в организме человека и животных не синтезируются и должны доставляться им с пищей.

В цветочной пыльце много белка, масла и сахара. Таким образом, цветочная пыльца — это ценнейший продукт, который желательно собирать не десятками, а тысячами тонн.

Цветочная пыльца могла бы найти применение в качестве ценнейшего сырья и готового продукта для фармацевтической промышленности. Использование цветочной пыльцы, видимо, целесообразно в кондитерской и хлебопекарной промышленности для улучшения питательных, а возможно, и вкусовых качеств различных изделий.

Прибавка небольших доз пыльцы в корм животным, особенно молодым (цыплятам, поросётам, телятам и др.), обогатило бы их дневной рацион витаминами и аминокислотами и тем самым улучшило бы их рост и здоровье и увеличило бы продуктивность.

Успех медосбора в основном определяется своевременным усилением пчелиной семьи. Однако очень часто препятствием к этому является недостаток перги (цветочной пыльцы). Это бывает при отсутствии осенних запасов ее или вследствие недостаточного обилия в окрестностях пасеки раннецветущих растений, а также из-за погоды весной. Располагая соответствующими запасами цветочной пыльцы, колхозные и совхозные пчеловодческие хозяйства и отдельные пчеловоды смогли бы в нужный момент использовать ее для подкормки пчел. По качеству же своему цветочная пыльца несомненно превосходит, например, кукурузную муку, которую некоторые пчеловоды применяют для подкормки пчел (Журавель, 1960).

Металлургия не испытывает недостатка в спорах плауна (Хаблов, 1959). Цветочная пыльца, по-видимому, вполне могла бы восполнить этот недостаток.

Вообще пути и способы использования цветочной пыльцы в народном хозяйстве, видимо, безграничны.

На обширных пространствах нашей страны с ее неслучайным разнообразием природных условий и наличием многих тысяч видов растений продукция пыльцы неисчерпаема. При плановых государственных заготовках можно ежегодно получать миллионы тонн этого растительного продукта. Собирать же пыльцу на территории Советского Союза, начиная от его южных границ и кончая границами тундры, можно в течение значительной части года. Наиболее перспективными для сбора пыльцы являются такие растения, которые обильно цветут, имеют многоцветковые соцветия или многотычиковые цветки, например сосна, осина, ива, ольха, черемуха, дикая редька, тимopheevka, еика, розь, гречиха, конопля, кукуруза и др. Практика сбора пыльцы увеличит этот список в десятки и сотни раз. Одно из первых мест по урожаю и количеству собираемой пыльцы будет принадлежать, очевидно, кукурузе.

Опытные сборы показывают, что даже в Калининской области, где мы проводим исследования, с отдельных растений кукурузы можно получить до 8 г цветочной пыльцы. В южных областях продукция пыльцы, вероятно, еще выше.

Кукуруза выращивается гнездами, по два-три растения вместе. При квадратно-гнездовом посеве (70/70 см) таких гнезд на одном гектаре насчитывается около 20,5 тыс., что соответствует более 40 тыс. растений. Если с каждого растения кукурузы мы соберем в среднем 3 г пыльцы, то при пересчете на 1 гектар ее будет 120 кг. Правда, это количество получается при сплошном сборе всех мужских соцветий — метелок, а это возможно только на полях специального посева (на пыльцу), что, кстати сказать, всегда себя оправдывает. Там же, где необходимо получать початки, из каждого гнезда можно взять только одну метелку, оставляя другие для опыления. Но и тогда с 1 гектара можно получить не менее 60 кг пыльцы.

В 1961 г. в СССР под посевами кукурузы было занято около 25 млн гектаров. Несомненно, что в недалеком будущем сбор и заготовка пыльцы кукурузы станет необходимым мероприятием в каждом колхозе и совхозе. Тогда только с 1 млн гектаров посевов кукурузы можно будет получить около 60 тысяч тонн цветочной пыльцы, а все посевы кукурузы могли бы дать минимум 1 млн 500 тысяч тонн. Другие же пыльценосные растения наших полей, лугов и лесов занимают повсеместно громадные площади. Не один миллион тонн цветочной пыльцы можно собрать на них. Пока же все это богатство развевается в воздухе.

Задача получения пыльцы в больших количествах в основном нами уже решена.

Выше отмечалось, что одним из наиболее перспективных растений по урожаю и возможностям сбора пыльцы является кукуруза. Способы сбора пыльцы этого растения нами разрабатывались и испытывались в течение пяти лет (1957—1961). Мы пришли к следующим результатам и выводам.

Сбор путем стряхивания пыльцы с цветущих метелок в ведро или картонную коробку не может обеспечить получения большого количества ее. Основным препятствием к этому является ветроопыляемость кукурузы. Даже при слабом ветерке высыпающаяся из пыльников пыльца сдувается с метелок, после чего стряхивать фактически нечего. Лишь в тихую погоду некоторая часть пыльцы задерживается в метелке. Но при сборе не удалось избежать хотя бы слабого сотрясения растений, отчего метелки «вздрагивают» и пыльца почти полностью высыпается вниз.

По тем же причинам оказался совершенно непригодным и пневматический способ сбора пыльцы.

Получение любого требуемого количества цветочной пыльцы кукурузы оказалось возможным лишь в результате предварительной заготовки целых тычиночных соцветий — метелок с последующей их сушкой и извлечением пыльцы. Такой способ сбора пыльцы доступен каждому колхозу, совхозу, школе, пионерскому лагерю и даже одному человеку; он

почти не требует материальных затрат и щедро вознаграждает труд. Этот способ, как мы считаем, решает задачу массового сбора цветочной пыльцы любого вида растений.

Познакомимся с результатами опытного сбора пыльцы кукурузы этим способом.

**Заготовка метелок.** Метелки срезались ножницами, ножом или просто срывались и собирались в легкую корзину или неглубокий, но широкий мешок. Для удобства и ускорения работы обе руки должны быть свободными, для чего корзину следует повесить на шею. Тогда левой рукой захватывается метелка, а правой она срезается. За час один человек может заготовить 350—500 метелок.

Срезать метелки следует не ранее начала цветения центрального султана. Но пригодны и такие, у которых цветение стало распространяться и на боковые султаны.

**Сушка метелок** — наиболее ответственное дело. Малейшая оплошность или неосмотрительность может быть причиной гибели всех собранных метелок. Уже во время заготовки на поле нужно заботиться о хорошей их сохранности. Дело в том, что они очень энергично дышат, поэтому даже недолговременная задержка притока к ним свежего воздуха вызывает их сильное разогревание. Метелки отпотевают, пыльца в пыльниках ломается и истекает протоплазмой. Во время сушки она склеивается в комочки и прилипает к стенкам пыльника. Извлечь и очистить такую пыльцу почти не удастся.

Если метелки после сбора будут сразу отправляться на место сушки, их можно высыпать в корзины (но не ящики), поставленные на краю поля. Если же перевозка откладывается на час и больше, то во избежание сгорания их следует раскладывать тонким слоем (в 2—3 метелки) на хорошую подстилку, с которой можно собрать высыпавшуюся пыльцу. В первые часы подсыхания метелок пыльцы высыпается много и она высокого качества. Чтобы не засорять пыльцу песком, ступать на подстилку не следует.

Заготовка метелок кукурузы нами проводилась в Калининской области, на опытном участке агробиостанции Калининского университета и на поле колхоза. Как в 1960 г., так и в 1961-м, во время заготовки и сушки метелок — в августе и сентябре — была очень дождливая погода. Отсутствие опыта и подходящих для сушки помещений оказалось причиной гибели большого количества собранных метелок. В плохо проветриваемых помещениях они покрывались плесенью, пыльца в них портилась, она становилась бурой и горькой.

Лишь в хорошо проветриваемом помещении метелки и пыльца получились высокого качества: метелки сохраняли медовый запах, а пыльца светло-желтый цвет. Учитывая это, необходимо прежде всего подготовить хорошее помещение для сушки метелок, а уж потом начать сбор их. Для этого можно использовать хорошо проветриваемые комнаты, сараи, чердаки, крытые токи и навесы другого назначения. Метелки в них можно раскладывать на полу (слоем в 2—3 метелки). Чтобы сохранить всю высыпавшуюся пыльцу и отпавшие пыльники, под метелки нужно подстилать газеты, клеенки, брезент, фанеру или другой подходящий материал. На один квадратный метр пола можно положить не более 60—70 метелок. Но использование для сушки только пола значительно увеличивает потребность в площади. Для ускорения сушки и более экономичного использования имеющихся помещений в них следует оборудовать многоярусные стеллажи. Для стоек и перекладин стеллажей мы использовали ольховые жерди, а для настила — различные ветки, очищенные от листьев. На таком настиле метелки хорошо удерживаются и сохнут значительно быстрее, чем на полу. По-видимому, практика покажет, что в южных безлесных районах для устройства стеллажей можно применить стебли кукурузы, связанные в пучки необходимой прочности. Для устой-

чивости такие стеллажи со всех сторон следует «растянуть» шпагатом, один конец которого можно закрепить на стенах помещения, а другие привязать к стеллажу.

Сушку можно считать законченной, если все султаны при сгибании легко ломаются, а при растирании между ладонями крошатся, высыпая пыльцу. При сушке до такого состояния собранные нами метелки теряли около 80% первоначального (сырого) веса. Например, средний сырой вес одной метелки из смеси пяти сортов у нас был 41.2 г, а после сушки — 8.5 г.

В Калининской области в последние два года погода была настолько плохой, что естественная сушка метелок оказалась недостаточной. Их пришлось досушивать на стеллажах в жарко натопленной комнате. На печь метелки класть не следует, так как при высокой температуре пыльца буреет. В южных областях искусственной досушки метелок, по-видимому, не потребуется. Возможно, что там можно обойтись и без крытых помещений.

**Извлечение пыльцы из метелок.** Поиски эффективных способов извлечения пыльцы из метелок были решающим этапом в нашей работе. Им определялась судьба всей проблемы массового сбора цветочной пыльцы. Причем имелось в виду найти такие способы и средства, которые в период опытов не потребовали бы конструирования и изготовления специальных механизмов.

Испытание разных способов ручного и машинного извлечения пыльцы долго не давало нужного результата. Наконец, мы нашли, что наиболее эффективным механизмом является молотковая дробилка — машина, которая имеется в хозяйстве каждого колхоза. Она предназначена для дробления зерна, жмыха и минеральных удобрений. Имеется несколько разновидностей этого механизма: только с бункером, с бункером и транспортером, с вентилятором или без него. Для измельчения метелок необходима дробилка с транспортером, так как через бункер метелки не проходят. Нам пришлось использовать дробилку с транспортером и вентилятором — ДКУ-2 (дробилка кормовая универсальная). Производительность ее 10—15 тысяч метелок в час. Раздробленная масса с пыльцой собиралась в большой мешок (постельный тюфяк), привязанный к горловине трубы, идущей от вентилятора. Дробилка без вентилятора, по-видимому, удобнее.

**Очистка пыльцы** производилась вручную. Раздробленную массу сначала просеивали через решето веялки с ячейками в 1 кв. мм. Получалась фракция, богатая пыльцой. Дальнейшая очистка производилась с помощью трех небольших сит, поставленных друг на друга. Для их изготовления использовали материал мельничных сит разных номеров, различающихся количеством ячеек на один сантиметр (15, 29 и 43). Наиболее существенным является сито с наименьшими ячейками — 43. Просветы его ячеек, размером 0.15×0.15 мм, пропускают только по одному пылевому зерну кукурузы, которое в поперечнике в среднем имеет около 0.09 мм. Это позволило получить хорошо очищенную пыльцу. При очистке большого количества пыльцы ручную работу можно заменить машиной. Для этого достаточно все сита соединить в один агрегат, похожий на обычную веялку, но, конечно, без вентилятора.

**Хранение пыльцы.** Вначале нам казалось, что, если пыльца хорошо высушена, хранение ее не представит каких-либо трудностей. Большая часть пыльцы, собранной в 1960 г. для хранения, была положена в хлопчатобумажные мешочки, меньшая — в пакеты из чертёжной бумаги. В течение зимы и весны пыльца находилась в очень сухом и теплом (19—24°) жилом помещении. По-видимому, благодаря этому она там все время сохраняла свой первоначальный хороший вид. В начале июля 1961 г. пыльца была перенесена в другое помещение, в котором не было заметных следов сырости. Несмотря на это, к концу лета она (в количестве 8 кг)

испортилась, сильно потемнела и стала горькой (по-видимому, произошло окисление жиров).

Кроме того, у меня была небольшая коллекция цветочной пыльцы разных растений. Она хранилась в течение 2—3 лет в пробирках. При осмотре оказалось, что пыльца хорошо сохранилась только в пробирках герметически закрытых резиновой или хорошей (без трещин) корковой пробкой. Учитывая это, вся пыльца сбора 1961 г. была положена на хранение в стеклянные, герметически закупоренные банки.

В 1961 г. метелки заготавливались в двух местах — на агробиостанции и в колхозе «Серп и Молот». В первом случае из 1523 метелок получено 5 кг 484 г пыльцы, т. е. в среднем по 3.6 г из каждой метелки.

Время, израсходованное на получение 5 кг 484 г пыльцы

Название операции	Затрачено	
	часов	минут
Сбор метелок в поле . . .	5	—
Перевозка метелок и раскладка на сушку . . .	1	—
Устройство стеллажа и топика печи для досушки метелок . . . . .	3	—
Измельчение метелок на кормодробилке . . . . .	5	10
Ручная очистка пыльцы .	—	—
Итого . . .	14	10

Сушка метелок протекала нормально, без потерь пыльцы. Однако они были относительно небольшие, с очень редко расположенными колосками в султанах.

Нам уже отмечалось, что труд по сбору пыльцы щедро вознаграждается. Об этом можно судить по организационно наиболее удачному опытному сбору ее на агробиостанции в 1961 г. Тогда было заготовлено 1523 метелки и получено 5 кг 484 г пыльцы (см. таблицу).

Производительность труда (в опытный период) составила почти 400 г пыльцы в 1 час. Если же получение пыльцы проводить в

хорошо организованных производственных условиях, в которых досушка будет производиться в специальных сушилках, а ручная очистка пыльцы будет заменена машиной, то производительность труда повысится более чем вдвое.

В заключение считаю необходимым поставить вопрос об организации центральной базы (станции) по сбору цветочной пыльцы. Это способствовало бы успешному освоению сбора пыльцы разных видов растений и использованию ее в народном хозяйстве.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Журавель С. Ф. (1960). Подкормка пчел кукурузной мукой. Пчеловодство, 1. — Пойришт Н. Н. (1957). Об использовании в медицине собираемой пчелами пыльцы. Пчеловодство, 7. — Темнов В. А. (1959). 1.5 тонны маточного мочка и 10 тонн цветочной пыльцы. Пчеловодство, 11. — Хаблов В. (1959). Пласт уходит в отставку. Знание — сила, 7. — Седгир Л. (1954). Frömjöl för miljoner. Industria, 7—8, Stockholm.

Калининский педагогический институт.

(Получено 2 I 1962).

## МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Е. П. Проказин

### МЕТОД МАССОВОГО ПОЛУЧЕНИЯ МЕЖВИДОВЫХ И МЕЖРОДОВЫХ ПРИВИВОК ХВОЙНЫХ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

С 2 рисунками

Значение межвидовых и межродовых прививок хвойных весьма многообразно. Способность прививаться нередко сравнивают со способностью скрещиваться и признают ее чуть ли не критерием для разграничения видов. Напомним, что Ч. Дарвин (1952) писал о глубокой аналогии между результатами скрещивания и прививок, которые определяются систематическим родством. Н. П. Кренке, рассмотрев случаи различного отношения видов к скрещиванию и прививке, приходит к следующему заключению: «... на основе большинства случаев можно считать, что удающиеся скрещивания и прививки все же характеризуют степень родственных компонентов» (Кренке, 1928 : 515).

Необходимо обстоятельное изучение свойства прививаемости растений, как реактива, по выражению Кренке, на степень их родственности.

Использование хвойных в качестве объекта изучения особенно интересно. Принято считать, что большинство хвойных неспособно к вегетативному размножению (Сухачев, 1934). Разработка надежных способов прививки хвойных откроет возможность быстрого и массового размножения отдельных деревьев желательных видов и форм для ботанических коллекций, парков, декоративных насаждений и т. п. Роль прививки будет особенно велика в случаях, когда вид плохо размножается семенами, но может быть легко привит на растения другого вида, выращивание которых из семян не представляет большого труда.

Прививка поможет упростить и ускорить процесс селекции хвойных и облегчит получение гибридов взаимопрививаемых видов. Использование холодостойких подвоев сыграет определенную роль в интродукции хвойных. Могут быть названы и другие случаи применения прививки для решения как теоретических, так и практических задач (Кренке, 1928; Лысенко, 1952).

В последние годы прививке хвойных уделяется большое внимание в связи с работами по созданию семенных плантаций (участков). С этой целью на молодые подвои прививают черенки нескольких деревьев, выдающихся по своему росту и качеству («плюсовые» деревья). Из привитых черенков развиваются маточные деревья, которые переопыляются между собой и приносят семена с хорошими наследственными свойствами. Достигается также ускорение и усиление плодоношения.

Одной из серьезных трудностей на новом пути семеноводства хвойных было отсутствие эффективного способа прививки в полевых условиях. Прививку делали в теплицах, а затем пересаживали привитые растения на постоянное место; чтобы повысить успешность прививки в полевых условиях, привой укрывали колпаками из бумаги, полиэтиленовой пленки, фелти, прибегали к затенению прививок щитами и т. п. Несмотря на эти дорогостоящие мероприятия, приживаемость прививок оставалась низкой. Например, по Грюлю и Траунингеру (Grüll u. Trautinger, 1957), даже при прививке сосны в теплице средняя приживаемость была равна 50%; приживаемость более 70% считалась очень хорошей (Larsen, 1956; Grüll u. Trautinger, 1957; Lantelme, 1957; Schröck u. Hoffman, 1957; Васильев и Яков, 1958; Gathy, 1958; Creene a. Reins, 1958; Nienstaedt и др., 1958; Zobel и др., 1958). Межвидовые прививки хвойных выполнялись в основном порядке с ограниченным числом видов (Северова, 1958).

В 1958 г. автором был предложен и апробирован способ прививки сосны в приклад сердцевинной на камбий (рис. 1), который позволил довести успешность ее прививки в полевых условиях до 100% (Проказин, 1960).

В качестве черенков берут побеги со взрослых деревьев, образованные 2—3-годовалыми приростами, длиной 8—10 см. На черенках обрывают всю хвою за исключением 8—10 лучков возле верхушечных почек и обрезают боковые веточки. После этого черенок разрезают вдоль через сердцевину таким образом, чтобы срез начинался сразу под хвоей, быстро заглублялся, проходил через середину сердцевинки и сходил на нет в самой нижней части черенка, образуя здесь небольшой односторонний клин.

Подвойми служат 4—5-летние сосенки в лесных посадках. Подготовка подвоя к прививке сводится к удалению хвой в верхней части осевого побега, на 3—4 см ниже верхушечных почек. На освобожденной от хвой части побега, протяженность которой должна немного превышать длину прививаемого черенка, отделяют полоску коры, равную по длине и ширине срезу на черенке. Срез следует проводить точно по камбияльному слою, чтобы древесина не была повреждена и в то же время на поверхности камбия не остался слой дубяных волокон.

Наложенный на камбий черенок плотно прижимают сначала редкими, а затем более частыми (через 1,5—2 мм) витками обвязки. Для этой цели используют удвоенную нитку «штопки» или другие более толстые и мягкие хлопчатобумажные нитки. Обвязка должна покрывать весь черенок, до хвой.

При выполнении прививки в конце весны—начале лета через 4—5 недель после ее проведения удаляют обвязку и обрезают осевой побег подвой выше места прививки.

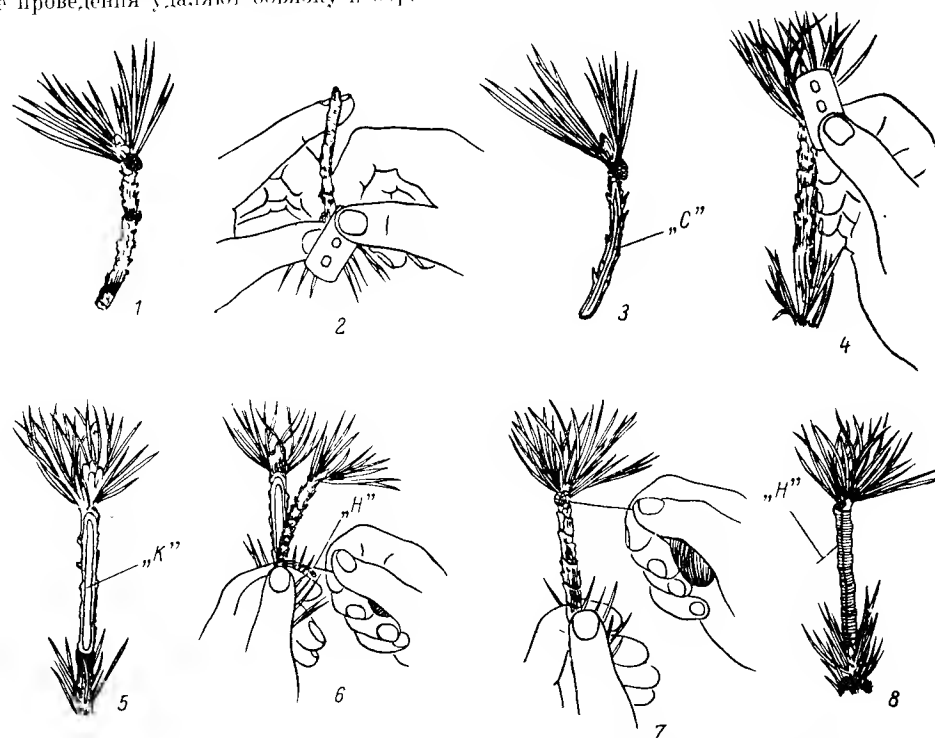


Рис. 1. Схема прививки сосны в приклад сердцевинной на камбий.

1 — черенок для прививки с удаленной хвоей; 2 — проведение среза на черенке; 3 — на черенке подготовлен срез (видна обнаженная сердцевина «С»); 4 — проведение среза на верхушечном побеге подвоя; 5 — на побеге подвоя подготовлен срез (видна обнаженный камбий — «К»); 6 — черенок положен сердцевинной на обнаженный камбий подвоя (между пальцем и черенком заката нитка — «Н»); 7 — черенок редкими витками прижат к срезу на побеге подвоя; 8 — готовая прививка (виден конец нитки обвязки — «Н»).

и концы ветвей первой мутовки. На позднелетних прививках все это делают весной следующего года.

В Московской области описанным способом сосну можно прививать в полевых условиях с середины апреля до середины августа.

В мае 1960 г. автором, в порядке испытания способа прививки в приклад сердцевинной на камбий, были поставлены рекогносцировочные опыты по межвидовым и межродовым прививкам хвойных. Прививку выполняли в полевых условиях, без применения обвязки и какой-либо защиты привоев. Прививали по шесть черенков каждого вида, в отдельных случаях больше. В качестве подвоев использовали 4—5-летние сеянцы сосны и ели.

По данным осенней инвентаризации (15 октября 1960 г.) эти опыты имели следующие результаты.

На сосну обыкновенную (*Pinus silvestris* L.) были привиты двенадцать видов сосны: *Pinus banksiana* Lamb., *P. contorta* Dougl., *P. echinata* Mill., *P. koraiensis* Sieb. et Zucc., *P. montana* Mill., *P. pallasiana* Lamb., *P. peuce* Gris., *P. radiata* D. Don., *P. sabiniana* Dougl., *P. sibirica* Mayr., *P. strobus* Hamilt., *P. taeda* L.; одиннадцать видов ели: *Picea ajanensis* Fisch., *P. alba* Link (из Пвантосевики), *P. cransoni* Carr., *P. excelsa* Link (пос. 2), *P. glauca* Voss. (из Сочи), *P. nigra* Link, *P. omarica* Pauc., *P. pungens* Engelm., *P. rubra* Link, *P. schrenkiana* Fisch. et Mey., *P. sitcensis* Carr.; восемь ви-

дов пихты: *Abies balsamea* Mill., *A. concolor* Lindl. f. *violacea* Beis., *A. fraseri* Lindl., *A. holophylla* Maxim., *A. nordmanniana* DC., *A. pinsapo* Beis. f. *glauca* Beis., *A. sibirica* Ldb., *A. veitchii* Lindl., псевдотсуга *Pseudotsuga taxifolia* Brit., а также один вид лиственницы — *Larix sibirica* Ldb.

На ель обыкновенную (*Picea excelsa* Link) были привиты три вида ели: *Picea glauca* Voss., *P. orientalis* Link, *P. sitcensis* Carr.; три вида пихты: *Abies concolor* Lindl. f. *vio-*



Рис. 2. Однолетняя прививка ели обыкновенной на сосне обыкновенной.

lacea Beis., *A. nordmanniana* Link, *A. pinsapo* Beis. f. *glauca* Beis., а также *Pinus silvestris* L. и *Larix sibirica* Ldb.

На лиственницу сибирскую (*Larix sibirica* Ldb.) были привиты два вида: *Pinus silvestris* L. и *Picea excelsa* Link.

На сосну Банкса (*Pinus banksiana* Lamb.) была привита сосна обыкновенная (*P. silvestris* L.).

Таким образом успешно осуществлены 45 вариантов межвидовых и межродовых прививок. Подавляющее большинство из этих прививок получено впервые (Альбенский, 1960). Прижившиеся черенки срослись с подвоем и образовали прирост, следовательно, они составляют с подвоем физиологически взаимодействующее целое.

Средняя приживаемость прививок представлена в таблице. Для сравнения в этой же таблице приведены результаты внутривидовых прививок сосны обыкновенной и лиственницы сибирской, выполненных в аналогичных условиях тем же способом.

Как видно из этих данных, межвидовые и межродовые прививки могут быть осуществлены почти с одинаковым успехом, хотя их эффективность и ниже по сравнению с внутривидовыми прививками.

# Результаты рекогносцировочных прививок хвойных в опытах 1960 г.

Подвой	Привой									
	<i>Pinus</i>		<i>Picea</i>		<i>Abies</i>		<i>Pinus silvestris</i> L.		<i>Larix sibirica</i> Ldb.	
	число прижившихся черенков									
	штук	%	штук	%	штук	%	штук	%	штук	%
<i>Pinus silvestris</i> L. . . . .	52	72	45	75	22	36	200	100	36	60
<i>Picea excelsa</i> Link . . . . .	—	—	12	66	9	50	7	70	8	80
<i>Larix sibirica</i> Ldb. . . . .	—	—	—	—	—	—	4	66	30	100
<i>Pinus banksiana</i> Lamb. . . . .	—	—	—	—	—	—	6	100	—	—

В настоящее время ясно, что с целью повышения приживаемости межвидовых и межродовых прививок необходимо некоторое усовершенствование методики, описанной выше. Полезно брать более длинные черенки (10—12 см). На черенках ели и пихты хвоей можно не удалять; на черенках лиственницы следует оставлять боковые почки, которые при обвязке не должны покрываться витками ниток; обвязку лучше перерезать позже (через 6—7 недель, желательно с предварительным ослаблением ее). При обвязке подвоя следует оставлять выше места прививки небольшой (2—3 см) шип с хвоей, резке подвоя следует оставлять места прививки садовым варом. Этот шип может быть срезан следующей весной, когда привитый черенок тронется в рост. Возможно, что при прививке пихты следует применять обвязку места прививки садовым варом.

Независимо от этих уточнений методики, которые не меняют принципиального содержания способа прививки в приклад сердцевинной на камбий, описанные результаты позволяют сделать следующие выводы:

1. Хвойные деревья легко прививаются в полевых условиях, что имеет реальную возможность массового получения прививок хвойных такими же или даже более простыми приемами, чем применяемые в настоящее время при прививке плодовых деревьев.

2. Хвойные деревья разных видов и родов отличаются хорошо выраженной способностью к взаимной прививке, следовательно, взаимоприживаемость не может быть надежным признаком систематического родства видов.

3. Сосна обыкновенная и ель обыкновенная могут быть использованы в качестве подвоев для массового получения отдаленных прививок хвойных по способу в приклад сердцевинной на камбий.

## Л и т е р а т у р а

- Альбенский А. В. (1960). Отдаленные прививки у древесных пород. Агробиолог., 3. — Васильев П. В. и А. Б. Жук. (1958). 20 дней у шведских лесоводов. Лесн. хоз., 5. — Дарвин Ч. (1952). Происхождение видов. — Крепке Н. П. (1928). Хирургия растений. (Травматология). — Лысенко Т. Д. (1952). Агробиология. — Проказин Е. Н. (1960). Новый метод прививки хвойных для создания семенных участков. Лесн. хоз., 5. — Северова А. П. (1958). Вегетативное размножение хвойных древесных пород. — Сукачев В. П. (1934). Проблема преодоления времени в лесоводстве и роль селекции древесных пород в ее разрешении. В кн.: Селекция и интродукция быстрорастущих древесных пород. — Gauthy P. (1958). La Genetique forestiere dans quelques pays d'Europe occidentale. — Greene J. a. M. Reines. (1958). A preliminary Report on Feld Grafting. Journ. of Forestry. — Grull H. u. W. Trauninger. (1957). Neuzeltliche Forstsaatguterzeugung in Pflanzanlagen. — Lantelme D. (1957). Die Bedeutung der Pflanzung Samenplantagen. Forst u. Holzwirt., 7. — Larsen S. (1956). Genetics in Silviculture. — Nienstaedt H., F. Cech, F. Mergen, Wang, Chi-Wu a. B. Zak. (1958). Vegetative Propagation in forestgenetics Research and Practice. Journ. of Forestry. 11. — Schrock O. u. K. Hoffman. (1957). Sommerpflanzung in Freiland für die Anlage von Samenplantagen. Zuechter, 5. — Zobel B., J. Barber, C. Brown a. T. Perry. (1958). Seed Orchards — Their Concept and Management. Journ. of Forestry. 11.

Всесоюзный научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, г. Пушкино Московской обл.

(Получено 27 II 1961)

В. С. Ипатов

## О КОРРЕЛЯЦИИ МЕЖДУ ПРОЕКТИВНЫМ ПОКРЫТИЕМ И ВЕСОМ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

С 1 рисунком

Одним из наиболее широко применяемых показателей структуры сообществ, особенно при маршрутных исследованиях, является проективное покрытие. Практически важный (особенно для травянистых фитоценозов) показатель — вес растений.

Определение массы (веса) растений связано с большими затратами труда и времени. Затраты труда особенно велики в случаях пестрого травяного покрова. Л. Г. Раменский (1938) показал, что на суходольных лугах для учета веса массовых видов с точностью 15% необходимо брать укосы с 200-метровых площадок, а по отдельным растениям потребное число укосов колеблется от 40 до 600.

По нашим наблюдениям, в широколиственных лесах при сравнительно однородном травяном покрове, если удовлетвориться точностью 15%, для определения веса наиболее обильных видов (с зеленой массой свыше 660 кг/га) необходимо брать не менее 6 укосов с метровых площадок. Для видов с массой свыше 300 кг/га при точности определения 20% требуется 6 укосов и 9 укосов для видов с массой выше 110 кг/га при точности 30%.

Таким образом, даже при простом строении травяного покрова определение весовых соотношений между видами при большинстве исследований окажется затруднительным.

А. Я. Гордягин (1933) обратил внимание на необходимость выявления взаимозависимости отдельных показателей структуры сообществ. В частности, он показал, что корреляция между обилием (числом особей) и частотой (встречаемостью) в широколиственных лесах Чувашии не бывает ниже 0.8. Раменский считал, что существует прямая зависимость между проективным покрытием и массой (весом) растений.

Мы обнаружили тесную связь между проективным покрытием и массой некоторых травянистых растений широколиственного леса. У нас в распоряжении имелись данные примерно по 700 укосам, сделанным в широколиственном лесу (участок «Лес на Ворскле» Ленинградского университета, Белгородская область). Около 75% из них нам любезно предоставила В. А. Чижикова. Материал собирался следующим образом. На метровых площадках, расположенных в разных фитоценозах, определялось проективное покрытие всех видов, после чего травой стригался на уровне

## Сырой вес растений в зависимости от проективного покрытия

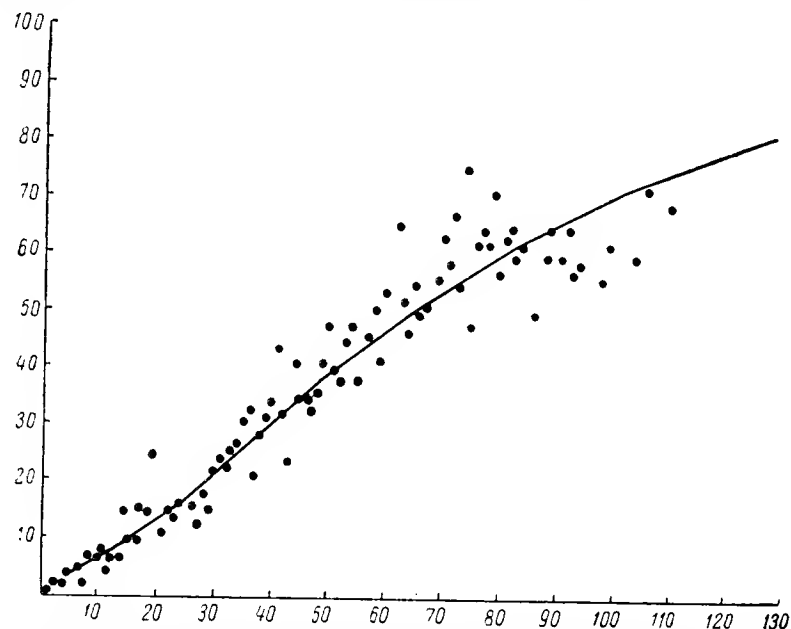
Класс покрытия (в %)	Сырой вес $\pm$ двойная абсолютная ошибка $M \pm 2$ (в г на 1 м <sup>2</sup> )		
	<i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Carex pilosa</i>	<i>Stellaria holostea</i>
89—99	—	—	—
78—88	—	—	—
67—77	119 $\pm$ 8	102 $\pm$ 21	—
56—66	84 $\pm$ 12	82 $\pm$ 5	—
45—55	60 $\pm$ 5	64 $\pm$ 6	—
35—44	52 $\pm$ 6	48 $\pm$ 3	—
23—33	35 $\pm$ 4	36 $\pm$ 2	31 $\pm$ 4
12—22	18 $\pm$ 2	26 $\pm$ 4	24 $\pm$ 4
6—11	10 $\pm$ 1	13 $\pm$ 3	14 $\pm$ 2
1—5	4 $\pm$ 2	5 $\pm$ 2	7 $\pm$ 2

По остальным двум видам получены аналогичные данные, поэтому соответствующие графики не приводятся. Для каждого значения массы мы имели от 1 до 4—5 определенных покрытий, из которых подсчитывалось среднее арифметическое. В дальнейшем все операции проводились с этими средними. Мы видим, что точки рассеяны около некоторой средней, и при увеличении массы рассеяние повышается. Это зависит, во-первых, от субъективных ошибок при определении проективного покрытия, во-вторых, от перекрытия растений, участь которое практически невозможно. С возрастанием веса растений при больших его значениях проективное покрытие увеличивается медленнее, что тоже зависит от возрастающего в этих случаях перекрытия. Поскольку связь массы (веса) и проективного покрытия криволинейна, мы используем для количественной оценки корреляционных связей не корреляционный коэффициент, а корреляционное отношение. Корреляционное отношение оказалось для всех трех видов достоверным и равным для *Aegopodium podagraria* 0.96, *Carex pilosa* — 0.99 и *Stellaria holostea* — 0.93, т. е. связь между проективным покрытием и массой (весом) очень тесная.



Таким образом, наличие связи указанных двух показателей дает возможность, как правильно заметил Раменский, переводить один показатель — проективное покрытие, легко определяемое при исследовании, — в другой — вес растений. Для этого необходимо составить таблицы по типу лесоводственных.

В качестве примера мы приводим таблицу, где показан, на основании наших ограниченных данных, для каждого класса покрытия соответствующий ему средний



Зависимость между проективным покрытием *Carex pilosa* и ее массой.

На оси абсцисс — масса (вес, в г) растений; на оси ординат — проективное покрытие (в %).

вес растений с двойной абсолютной ошибкой. Для больших покрытий средние значения веса не показаны, поскольку для этого у нас недостаточно данных.

Для составления массовых таблиц по различным зонам (а может быть, и типам растительности) необходим очень большой материал.

Составление таблиц, по нашему мнению, целесообразно сосредоточить в одном учреждении, например в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР.

#### Л и т е р а т у р а

Гордигин А. Я. (1933). Сводный отчет о работах геоботанических экспедиций в Чувашской АССР и некоторых прилегающих районах. Уч. зап. Казанск. гос. ун-в., 6, сер. бот., 1. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель.

Ленинградский  
государственный университет.

(Получено 20 XII 1961).

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Н. В. Первухина

### ОБ ОДНОЙ ИНТЕРЕСНОЙ ОСОБЕННОСТИ ЗАВЯЗИ ТРОХОДЕНДРОНА

С 4 рисунками

Троходендрон (*Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc.) привлекал внимание многих исследователей. Он относится к числу тех немногих сохранившихся до наших дней замечательных цветковых растений, которые Дарвин образно называл «живыми ископаемыми». Исследования подобных растений имеют исключительное значение для познания эволюции высших растений.

В отличие от громадного большинства покрытосеменных, которые в числе признаков строения, характеризующих их структурные преимущества, обладают сосудами, древесина троходендрона лишена сосудов и камбий примитивен. По палеоботаническим

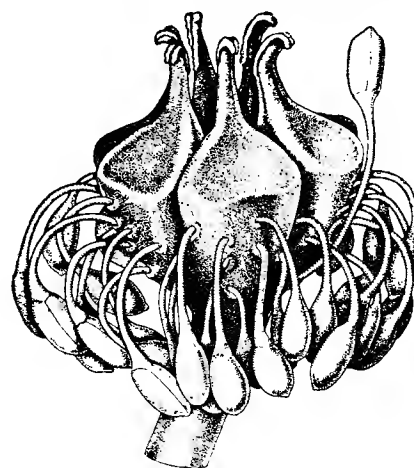


Рис. 1. Цветок *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc. к началу цветения (увел. 5).

Во время цветения все тычинки цветка поднимаются вверх, первыми созревают и поднимаются нижние тычинки.

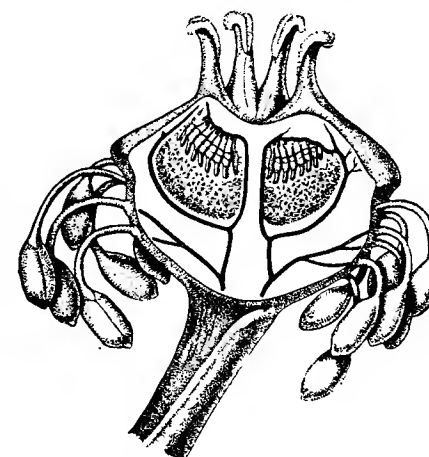


Рис. 2. Цветок *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc. в продольном разрезе (увел. 5).

Черным показаны проводящие пучки. Видны два гнезда завязи с семяпочками. Точками показано заполняющее гнезда слизистое вещество. Слева снята вся боковая стенка гнезда (перегородка) завязи и открыт брюшной пучок, от которого отходят пучки, снабжающие семяпочки. Справа вверху оставлена часть боковой стенки гнезда завязи, чтобы показать ответвление спинного бокового пучка, которое причленяется к брюшному пучку.

данным, как на это указывают Бейли и Наст (Bailey a. Nast, 1945), многочисленные находки троходендрона или близко родственного ему растений восходят к позднему Нижнему Мелу, а в свите Раджамахал в Индии — возможно, к Юрскому периоду.<sup>1</sup>

Эти исследователи отмечают, что, по-видимому, широко распространенный в Голарктике в доледниковую эпоху троходендрон только позднее оказался ограниченным «реlictными» районами Азии.

Плодоносящий экземпляр этого интересного растения культивируется в Адлере, в парке совхоза «Южные культуры». При изучении анатомо-морфологических особенностей его цветков я натолкнулась на своеобразную физиологическую особенность завязи троходендрона: в период цветения полости завязи оказываются заполненными

<sup>1</sup> Следует, однако, учесть, что описанный Сахни из свиты Раджамахал в Индии *Hotozylon rajmahalense*, который по особенностям строения древесины был отнесен к растениям типа троходендрона и тетрацентрона, по исследованиям Хсю и Бозе (Hsu a. Bose, 1952), является, очевидно, остатками беннеттитовых.



ТАБЛИЦА 1  
Масса напочвенной растительности по микроучасткам (средние данные за 2 вегетационных периода, в % от общего веса)

Тип леса	Название микро- участков	Общий вес напоч- венной раститель- ности (в г абсолют- но сухой массы на 1 кв. м)	Травянистая растительность					Мхи			Кустарнички				
			злаки	кислица	эфемер- оиды	осталь- ное раз- нообразие	всего	преобла- дающий мох	осталь- ные мхи	всего	листья чернички	листья бруснички	ветви чернички	ветви бруснички	всего
{ Ельнич- Чернич- ник	«Sphagnum» . . . .	293.6	1.50	—	—	—	1.50	78.85	0.95	79.80	2.08	2.14	12.60	1.87	18.69
	«Polytrichum» . . . .	607.7	0.06	—	—	0.06	0.12	66.57	22.36	88.93	1.56	1.02	7.72	0.65	10.95
	«Hylocomium» . . . .	237.9	2.39	0.50	0.88	1.43	5.20	36.28	2.70	38.98	5.59	9.12	35.23	5.88	55.82
	«Dicranum» . . . .	327.9	1.49	—	0.34	1.04	2.87	60.23	7.93	68.16	2.71	4.67	18.36	3.23	28.97
	«Pleurozium» . . . .	372.3	1.72	0.11	0.67	1.37	3.87	45.10	6.42	51.52	4.97	8.38	23.77	7.49	44.61
{ Ельнич- Кислич- ник	«Разнотравье» . . .	49.0	16.28	13.30	14.91	38.76	83.25	16.74	—	16.74	—	—	—	—	—
	«Моховой покров»	108.8	9.28	9.34	1.76	1.85	16.23	49.35	34.42	83.77	—	—	—	—	—

(*Anemone nemorosa* L.). Моховой покров рассеян мелкими пятнами, но иногда покрывает до 50% площади, преобладает *Pleurozium schreberi*, меньше *Polytrichum commune* и *P. strictum*.

Напочвенная растительность на обоих участках образует сложную мозаику пятен тех или иных видов растений. Мозаичность связана с микрорельефом, глубиной залегания подстилающей породы, самозреживанием древостоя и рубками ухода (что влияет на освещенность), биологическими свойствами растений и пр. С этими же условиями связана и микрокомплексность почв, что отмечалось различными авторами (Захаров, 1910; Мина, 1959; Бутузова, 1960).

Пятна отдельных видов растений имеют в диаметре от нескольких сантиметров до 1.5—2 м.

В ельничке-черничнике нами выделено пять типов микроучастков по преобладанию того или иного мха: 1) «*Sphagnum*», 2) «*Polytrichum*», 3) «*Hylocomium*», 4) «*Dicranum*», 5) «*Pleurozium*». Прорастание мхов связано с микрорельефом. В микропонижениях находятся пятна сфагнов и кукушкина льна, на микроповышениях — пятна *Hylocomium*, на ровных местах и у стволов деревьев — *Pleurozium* и *Dicranum*. Количество пятен сфагнов и кукушкина льна увеличивается к краю ельничка-черничника, где он граничит с заболоченным лесом.

Подстилки на микроучастках сильно различаются по мощности и степени разложения. На участках «*Sphagnum*» и «*Polytrichum*» подстилки наиболее мощные (12—14 см), резко разделяются на два слоя: Ао' и Ао". Ао' состоит из слабо разложившихся остатков мха; Ао" — темно-бурый, мажется, не содержит оформленных растительных остатков. На участках с зелеными мхами подстилка менее мощная (2—6 см), на два слоя разделяется не резко, густо переплетена грибницей, содержит много оформленных растительных остатков.

В ельничке-кисличнике встречаются пятна разнотравья и злаков, пятна без растительности и пятна с густым моховым покровом. Выделены микроучастки: «разнотравье», «мертвопокровник», «моховой покров». Микрорельеф выражен слабо, наблюдается только очень постепенный переход от участка с преобладанием пятен разнотравья к участку с преобладанием густого мохового покрова.

Подстилка в ельничке-кисличнике маломощная (1—3 см), небольшой степени разложения; на участках «разнотравье» перемешана с минеральной частью почвы и содержит больше листьев древесных пород по сравнению с подстилками ельничка-черничника.

В течение двух вегетационных периодов на выбранных микроучастках с метровых площадок в 4—6-кратной повторности собиралась напочвенная растительность — мхи, травы и кустарнички. Сбор проводили в сентябре и дополнительно весной (конец мая), чтобы учесть эфемероиды (*Anemone nemorosa*). Растения разбирались по видам, высушивались и взвешивались. Нижняя зеленая часть мхов присоединялась к верхнему слою подстилки. Образцы подстилок брались при помощи рамки 25×25 см на полную мощность. Из подстилок перед взвешиванием тщательно отбирались живые корни и комочки почвы. В растениях и подстилках определялись зольность, азот, фосфор и калий и вычислялись запасы этих веществ, а также запасы сухого вещества растений и подстилок на 1 кв. м площади.

Общий вес напочвенной растительной массы с единицы площади в ельничке-кисличнике значительно выше, чем в ельничке-черничнике (табл. 1). В одном и том же типе леса количество напочвенной растительности сильно варьирует по микроучасткам. В ельничке-черничнике максимальный вес растений на участках с кукушкиным льном, минимальный — на участках «*Hylocomium*». В ельничке-кисличнике вес растений на участках «разнотравье» примерно в два раза меньше, чем на участках «моховой покров». Можно заметить различия и по группам растений. В ельничке-кисличнике велико участие в напочвенном покрове травянистой растительности, в ельничке-черничнике на первое место по весу выходят мхи, особенно на участках со сфагнами и кукушкиным льном.

В связи с неодинаковым распределением растительности, на поверхность почвы попадает разное количество растительных остатков от напочвенной растительности. При расчете массы растительных остатков было принято, что от напочвенной растительности ежегодно попадает на поверхность почвы годичный прирост мха и наземная часть травяного покрова, а от кустарничков листья черники и одна треть по весу листьев брусники (что в среднем составляет 12—13% от веса кустарничков).

Различное количество растительных остатков напочвенной растительности (табл. 2) должно отразиться на накоплении подстилок по микроучасткам, однако прямой зависимости здесь нет. Иллюстрацией данного положения могут служить участки со сфагнами и кукушкиным льном, где наблюдается несоответствие между количеством поступающих растительных остатков и запасами органического вещества подстилок.

ТАБЛИЦА 2

Запасы подстилок и отмерших остатков напочвенной растительности (в г абсолютно сухого вещества на 1 кв. м)

Тип леса	Название микроучастков	Растительные остатки			Подстилки		
		травы и листья кустарничков	мхи	всего	Ао'	Ао"	всего
Ельнич-черничник	« <i>Sphagnum</i> »	12.6	234.3	242.9	4222.2	5839.0	10061.2
	« <i>Polytrichum</i> »	12.3	540.4	552.7	4317.1	4307.6	8624.7
	« <i>Hylocomium</i> »	32.9	92.7	125.6	1316.2	1369.8	2686.0
	« <i>Dicranum</i> »	23.4	293.5	316.9	1274.0	1535.5	2809.6
	« <i>Pleurozium</i> »	43.4	191.7	235.2	1675.1	2222.2	3897.3
Ельнич-кисличник	«Разнотравье»	41.7	7.3	49.0	—	—	901.1
	«Мертвопокровник»	—	—	—	—	—	1264.0
	«Моховой покров»	18.7	90.1	108.8	—	—	1587.1

Перейдем к рассмотрению запасов и содержания азота, фосфора и калия (табл. 3, 4). В подстилках на всех участках содержится больше всего азота и меньше фосфора и калия. Микроучастки ельничка-черничника, покрытые сфагнами и кукушкиным льном, находятся в особом положении по запасам указанных веществ и стоят довольно близко к заболоченным лесам. Сравнивая наши данные с данными Н. И. Ниявченко (1960) для верхнего слоя болотно-широколистного ельничка (Вологодская область), можно заметить, что подстилки микроучастков «*Sphagnum*» и «*Polytrichum*» уступают болотному ельничку только по запасам азота. Микроучастки ельничка-кисличника по запасам азота и фосфора в подстилках располагаются в ряд: «разнотравье» < «мертвопокровник» < «моховой покров». Запасы калия почти одинаковы в подстилках всех



ТАБЛИЦА 3  
Запасы азота, фосфора и калия в растительных остатках и подстилке (в г на 1 кв. м)

Тип леса	Название микро-участков	N						P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>						K <sub>2</sub> O					
		растительные остатки			подстилки			растительные остатки			подстилки			растительные остатки			подстилки		
		трава и листья кустарничков		всего	Ao'		всего	трава и листья кустарничков		всего	Ao'		всего	трава и листья кустарничков		всего	Ao'		всего
		мхи						мхи						мхи					
Ельнич-ный	«Sphagnum»	0.16	2.07	2.23	50.77	114.01	164.78	0.03	0.71	0.74	12.67	23.93	36.60	0.06	1.49	1.55	8.47	11.09	19.56
	«Polytrichum»	0.17	4.93	5.11	60.84	90.43	151.27	0.04	1.33	1.37	12.52	16.79	29.31	0.07	3.11	3.18	11.22	9.04	20.26
	«Hypocnemium»	0.55	1.29	1.84	23.88	25.59	49.47	0.11	0.48	0.59	3.82	4.24	8.06	0.20	0.93	1.13	3.83	3.76	7.59
	«Dicranum»	0.32	2.43	2.75	21.19	27.63	68.82	0.08	0.91	0.99	3.95	4.61	8.56	0.14	1.70	1.84	3.03	3.94	6.97
Ельнич-ный	«Pleurozium»	0.61	2.28	2.89	26.47	40.08	66.55	0.15	0.75	0.90	4.52	5.78	10.30	0.35	1.45	1.81	4.15	5.33	9.47
	«Разнотравье»	0.97	0.11	1.08	—	—	19.32	0.28	0.02	0.30	—	—	4.51	0.49	0.07	0.56	—	—	3.21
	«Мертвопокров-ник»	—	—	—	—	—	27.77	—	—	—	—	—	5.46	—	—	—	—	—	3.07
	«Моховой покров»	0.43	1.28	1.71	—	—	30.00	0.10	0.32	0.42	—	—	6.52	0.27	0.66	0.93	—	—	3.01

микроучастков ельничка-кис-личника.

По процентному содержанию всех элементов питания (табл. 4) подстилки в ельничке-кисличнике богаче, чем в ельничке-черничнике.

Микроучастки каждого типа леса тоже ясно различаются по процентному содержанию азота, фосфора и калия. С чем же связана такая разнокачественность подстилок по химическому составу?

Баланс элементов питания в подстилках складывается из нескольких процессов — поступления элементов с растительными остатками, высвобождения их из растительных остатков и перехода в доступные формы (что связано с минерализацией и гумификацией), потребления элементов древесным ярусом и напочвенной растительностью, вымывания их в нижние горизонты почвы и пр. В одном и том же типе леса при прочих равных условиях различия в составе напочвенной растительности будут сказываться прямо или косвенно на всех процессах, определяющих указанный баланс.

Известно, что ежегодная масса растительных остатков напочвенной растительности невелика по сравнению с опадом древесного яруса, но количество элементов питания, поступающих вместе с ней, непропорционально ее весу. Скотт (Scott, 1955) для соснового леса с покровом из разнотравья и зеленых мхов приводит такие данные: напочвенная растительность при общем весе ее, равном 15% от всей массы остатков, дает в среднем калия 30% от его запаса в опаде, фосфора 16%, азота от 25 до 50%. По данным Пьявченко (1960), в ельничке болотно-травяном (возраст — 70—200 лет) отмирающий за год покров мхов и трав составляет около 28% от общего количества ежегодно отмирающей органической массы, но он дает: калия 73%, фосфора 50% и азота 42% от общего их запаса в опаде.

В нашей работе не учитывалось количество древесного опада, но процентное содержание азота, фосфора и калия в свежем опаде заметно ниже, чем в напочвенной растительности, за исключением сфагнов и кукушкина льна, которые беднее азотом и фос- (г. табл. 4).

Напочвенная растительность оказывает влияние и на процессы гумификации, о которых, в частности, можно судить по содержанию азота в органическом веществе растений и подстилок. Но гумификацию нельзя рассматривать изолированно от минерализации органического вещества и вымывания веществ в нижние горизонты, так как от соотношения этих процессов зависит быстрота вовлечения элементов в биологический круговорот, интенсивность которого обуславливается общей напряженностью биохимических процессов в том или ином участке леса. Наблюдения показали, что на участках под сфагнами и кукушкиным льном подстилки всегда переувлажнены и имеют более кислую реакцию (рН = 3—4 в KCl). В таких условиях биохимические процессы заторможены и минерализация органических остатков идет медленно, о чем говорит большая мощность подстилок на этих участках при их меньшей зольности.

В ельничке-кисличнике условия для древесного яруса наиболее благоприятны, так как процессы минерализации здесь идут быстро благодаря нормальной влажности, сравнительно низкой кислотности и наличию травянистых остатков; последние представляют собой богатый элементами питания энергетический материал, легко доступный микроорганизмам, и потому способствуют быстрому разложению древесного опада.

Итак, при сравнительном изучении напочвенной растительности разных микроучастков в двух типах ельников нами прослежены закономерные различия в накоплении подстилок и содержании в них элементов питания. Наблюдается тесная взаимосвязь между неоднородностью подстилок в различных участках леса и напочвенной растительностью; последняя служит характерным индикатором на изменение среды обитания.

Последние напочвенной растительности в лесу определяется целым комплексом условий, но поселившись на том или ином участке, она в свою очередь изменяет условия произрастания древесного яруса, влияя на направление биологического круговорота азота и фосфора.

ТАБЛИЦА 4  
Содержание азота, фосфора и калия в растительных остатках и подстилках (в % на абсолютно сухое вещество)

Тип леса	Название микро-участков	N			P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>			K <sub>2</sub> O		
		растительные остатки		подстилки	растительные остатки		подстилки	растительные остатки		подстилки
		трава и листья кустарничков		Ao'	трава и листья кустарничков		Ao'	трава и листья кустарничков		Ao'
		мхи			мхи			мхи		
Ельнич-ный	«Sphagnum»	0.88	1.27	1.20	0.24	0.30	0.30	0.48	0.63	0.20
	«Polytrichum»	0.91	1.33	1.41	0.31	0.25	0.29	0.54	0.57	0.25
	«Hypocnemium»	1.39	1.67	1.81	0.33	0.52	0.29	0.61	1.00	0.29
	«Dicranum»	1.09	1.37	1.66	0.34	0.41	0.31	0.60	0.76	0.26
Ельнич-ный	«Pleurozium»	1.19	1.41	1.64	0.35	0.39	0.27	0.81	0.94	0.25
	«Разнотравье»	1.50	2.32	2.14	0.67	0.27	—	1.54	0.95	—
	«Мертвопокровник»	—	—	2.19	—	—	—	—	—	—
	«Моховой покров»	1.42	2.30	1.89	0.53	0.35	0.41	1.44	0.74	0.19

ТАБЛИЦА 5

Содержание азота, фосфора и калия в свежем опаде  
древесных пород и напочвенной растительности  
(в % на абсолютно сухое вещество)

Элементы	Опад				Напочвенная растительность					
	черничник		кисличник		черничник			кисличник		
	листья березы и осины	хвоя ели	листья березы и осины	хвоя ели	травы	зеле- ные мхи	сфагнум и кукуш- кин лен	травы	зеле- ные мхи	ку- куш- кин лен
N	1.10	0.93	1.04	0.95	1.70	1.22	0.85	1.74	1.67	0.74
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	0.42	0.26	0.45	0.30	0.48	0.42	0.28	0.60	0.46	0.46
K <sub>2</sub> O	0.38	0.14	0.50	0.20	0.72	0.80	0.60	1.22	0.82	0.76

нистая растительность по сравнению с мхами, богатая зольными элементами и азотом, ускоряет возлечение древесного опада в биологический круговорот и тем самым способствует повышению продуктивности лесных насаждений.

## Л и т е р а т у р а

Бутузова О. В. (1960). О влиянии древесных пород на микрорельеф и комплексность почв. Бот. журн., 5. — Захаров С. А. (1910). К вопросу о значении микро- и макро-рельефа в подзолистой области. Почвовед., 4. — Левина В. И. (1960). Особенности обмена минеральных элементов между мохово-лишайниково-кустарничковым покровом и почвой в двух типах сосновых лесов Кольского полуострова. Почвовед., 5. — Левина В. И. (1960). Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове. Бот. журн., 3. — Мина В. Н. (1959). Некоторые вопросы изучения плодородия лесных почв. Почвовед., 6. — Пономарев В. В. и А. М. Мясникова. (1957). Ма-терьялы к изучению почв центральной части Карельского перешейка. Сб. работ центр. муз. почвовед., 11. — Пьявченко Н. И. (1960). Биологический круговорот азота и зольных веществ в болотных лесах. Почвовед., 6. — Ремезов Н. И. (1956). Роль биологического круговорота элементов в почвообразовании под пологом леса. Почвовед., 7. — Ремезов Н. И., Л. Н. Быкова, К. М. Смирнова. (1959). Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. — Рожнова Т. А. и Л. С. Счастная. (1959). Изучение взаимосвязи растительности и почв в условиях Карельского перешейка. Почвовед., 1. — Терещенкова И. А. (1956). Запасы гумуса и азота в почвах под еловыми лесами. Уч. зап. ЛГУ, 221, 42. — Scott D. R. M. (1955). Amount and chemical composition of the organic matter contributed by overstory and understory vegetation to forest soil. School Forest. bull., 62.

Ленинградский  
государственный университет.

(Получено 26 V 1961).

Л. К. Поздняков

# БИОЛОГИЯ ПЛОДОНОШЕНИЯ ДАУРСКОЙ ЛИСТВЕННИЦЫ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

С 4 рисунками

На долю лесов с преобладанием даурской лиственницы (*Larix dahurica* Turcz.), господствующих к востоку от Енисея, приходится около одной трети покрытой лесом площади СССР. В то же время биология даурской лиственницы и в первую очередь биология ее плодоношения изучены очень слабо. Лесоводственные мероприятия, связанные с возобновлением этой породы, обычно разрабатываются применительно к особенностям плодоношения лиственниц Сухачева и сибирской.

Лиственницы Сухачева и сибирская в тех случаях, когда затруднено перекрестное опыление (одиночные деревья на вырубках и полянах, лиственницы, составляющие небольшую примесь в смешанных древостоях), дают семена с пониженной всхожестью (Верховцев и Ларонов, 1936; Алексеев и Молчанов, 1938; Дылис, 1947; Тимофеев, 1948; Шиманюк, 1949).

Экспериментальные исследования Н. В. Дылиса (1948) показали, что у сибирской лиственницы всхожесть семян от перекрестного опыления (гетерогамия) составляла от 44 до 92%, а от самоопыления (гомогамия) — 8—20%. Семена от гетерогамии у лиственницы Сухачева оказались менее жизнеспособными и прорастали. Затруднение перекрестного опыления в природной обстановке, по данным этого исследователя, обусловливается ограниченным разлетом пыльцы. Даже при ветре до 7—9 м сек. 61% пыльцы выпадает непосредственно под кроной дерева (высота дерева 6 м, а на расстоянии 100 м от него пыльцы почти не отмечалось).

Морфолого-анатомическое изучение процессов гетерогамии и гомогамии у сибирской лиственницы, проведенное А. М. Мясников (1952), подтвердило, что при перекрестном опылении получается до 90% семян с зародышем, а при самоопылении — не более 23%. В соответствии с этим правилами рубок предусматривается оставление для обсеменения еловых лесосек не отдельных деревьев, а групп, в которых обеспечивалось бы перекрестное опыление.

По данным Н. В. Кречетовой (1960), в Амурской области у одиночных деревьев даурской лиственницы, стоящих друг от друга на 50 м, 95% семян были пустыми.

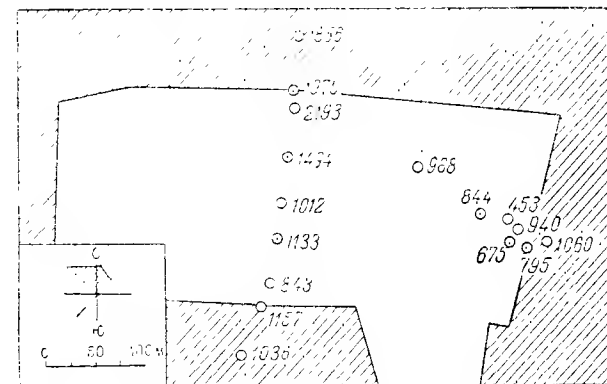


Рис. 1. Схематический план вырубki 1953 г.

Круги со цифрами — места выкладки стекол для улавливания пылицы; точки около точек — число пылевых зерен на 1 см².

Наибольшее количество пыльцы оседает вокруг дерева на расстоянии его двойной высоты, а дальность разлета пыльцы в сухую ветренную погоду от дерева высотой 12 м не превышает 100 м.

Нашими исследованиями в центральной Якутии выявлено, что одиночно растущие деревья даурской лиственницы дают доброкачественные семена (в этом случае возможна ксеногамия). Опыты с искусственным опылением показали, что всхожесть семян, полученных от самоопыления, такая же, как и от перекрестного опыления (Поздняков, 1957, 1961).

Однако самоопыление, независимо от качества семян, получаемых при этом, является нежелательным и поэтому при оставлении семенных деревьев на лесосеках или при заготовке семян следует учитывать условия, благоприятствующие перекрестному опылению. Первоочередное значение имеет дальность разлета пыльцы, сведения о которой очень мало. В связи с этим могут представлять интерес опыты, проведенные в 1960 г. на Якутском стационаре Института леса и древесины в 30 км к северу от Якутска.

Разлет пыльцы даурской лиственницы от стен леса и одиночных деревьев изучался на сплошной вырубке шириной 200 м и на поляне. Для улавливания пыльцы на поверхность почвы выкладывались предметные стекла, смазанные касторовым маслом, так чтобы они не закрывались сверху травой. Стекла были выложены 22 мая, разлет пыльцы начался утром 23 мая. Подсчет пылевых зерен, выпавших на стекла, производился с 13 час. 39 мин. до 18 час. 23 мая с помощью микроскопа, укрепленного на штативе от теодолита; это позволяло вести работу непосредственно в лесу, передвигаясь вдоль мест выкладки стекол. На метеостанции, расположенной на поляне, в день проведения опытов через каждые два часа велись наблюдения за температурой и влажностью воздуха, скоростью и направлением ветра.

Сплошная вырубka 1953 г. размером 200 × 500 м окружена лиственнично-березовыми лиственничниками в возрасте от 130 до 180—200 лет. На вырубке имеется 47 семенных деревьев. Стекла для улавливания пыльцы раскладывались вдоль линии, пересекающей середину вырубki в направлении с юга на север, и под пологом леса. В восточной части вырубki стекла были выложены в направлении на СЗ от опушки (рис. 1).

Больше всего пылицы на северной стороне вырубki вблизи стены леса. Далее количество пылевых зерен довольно плавно уменьшается и на южной окраине

вырубки достигает минимума, численно почти равное количеству пылин, учтенной на восточной стороне вырубки. Под пологом леса пылин остается почти столько же, как и на вырубке, что, по-видимому, объясняется задерживанием части пылины пологим лесом. Исключение составляет участок леса к северу от вырубки, который не граничит с наветренной стороной с открытыми пространствами. Также распределение пылины обуславливается тем, что ветер ее прогонял при СВ, С и СЗ ветрах (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Метеорологические условия 23 мая 1960 г.

Часы	Температура воздуха, °С	Относительная влажность воздуха, %	Ветер	
			направление	сила, м/сек.
8	11,8	37	СВ	1
10	13,9	29	С	2
12	15,8	21	С	2
14	13,8	26	СЗ	3
16	13,8	26	СЗ	1
18	12,0	29	СЗ	1

выводу, что по крайней мере в пунктах, наиболее удаленных от пологости леса, осела пылина, принесенная ветром с северной стороны пологости, т. е. с расстояния не менее 200 м. Отметим, что на пологости нет ни одной диветивной.

Особого внимания заслуживает пункт на западном берегу озера. Здесь предметные стекла были выложены на вышке высотой 6 м. К 16 час. 23 мая было учтено 771 пылинное зерно на 1 см<sup>2</sup>, а спустя два часа на свежих стеклах осело еще 434 зерна. Ближайшие диветивы расположены на расстоянии 170 м от этого пункта. Таким образом, даже при слабом ветре, скорость которого не превышала 3 м/сек., пылина, в количествах, сопоставимых с учтенной под пологом леса и в наиболее благоприятных местах вырубки, улавливалась на расстоянии почти 200 м на высоте 6 м над пологом. Если допустить, что вся пылина, учтенная на вышке, поступала только с верхних частей кроны деревьев, окружающих пологость, и летела постепенно, снижаясь с высоты 14—18 м (высота деревьев) до 6 м (высота вышки), то, приняв тот же характер снижения, можно полагать, что дальность разлета пылины от стен леса будет не менее 300—350 м.

Учет пылины по взаимно-перпендикулярным направлениям вокруг одиночных деревьев на вырубках показал, что существенной разницы в количестве пылинных зерен, выпадающих на различном расстоянии от дерева, нет (рис. 3). Однако в этих случаях часть пылины могла падать от стен леса и от тех деревьев, которые сохранились на вырубках, хотя число их не превышает 3—5 шт. на 1 га.

Дальше (1948) и Крестова (1960) отмечают, что в дождливую погоду пыльца диветивы смывается водой и перекрестное опыление практически исключается. Очевидно, что оно не будет обеспечено не только в грунках семенных деревьев, но и в приростах. Но ввиду, что в этих условиях не будет и самоопыления, в центральной Якутии пологие условия третьей декады мая — времени цветения диветивы — являются благоприятными для опыления: дожди редки, погода сравнительно теплая при небольшой влажности воздуха в дневное время (средняя температура воздуха 9,7°, относительная влажность его в 1 час — 72%, в 7 час. — 57%, в 13 час. — 53% и в 19 час. — 45%), число дней с осадками 3,5, средняя суточная суммарная температура 7,7 мм, преобладают слабые и умеренные ветры (2,6—4,1 м/сек.) северных румбов. Вероятно,

При сравнении абсолютных величин необходимо иметь в виду, что подсчет пылины, выпадающей на стекла, производился в течение 3 часов, следовательно эквивалентная скорость была равной.

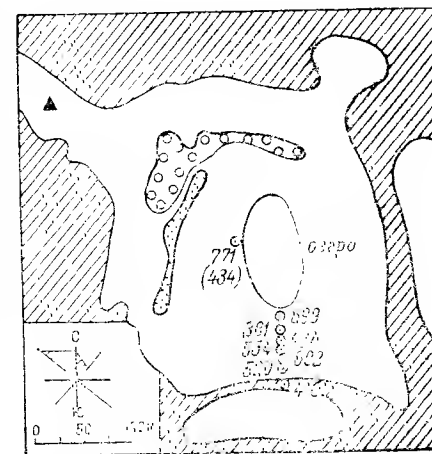


Рис. 2. Схематический план поляны.

1 — березово-лиственничный лес; 2 — березово-лиственничное поле; 3 — заросли кустарника; 4 — метеорологическая вышка. Обозначения см. также на рис. 1.

этим объясняется то, что в годы цветения (1952, 1955, 1957, 1959, 1960), независимо от его обилия, семена имеют высокое качество, если только они не были уничтожены или сильно повреждены вредителями. Это обстоятельство дает возможность делать прогнозы урожайности — апрелем путем выращивания веток диветивы в помещении до распускания молодых шишек и колосков и при необходимости проводить борьбу с энтомофитами, что, как показали исследования К. С. Полякова (1961), вполне возможно по крайней мере на семенных участках.

Таким образом, пылина диветивы в центральной Якутии, в сухую погоду даже слабым ветром разносится на расстояние по крайней мере 170—200 м в количествах, сравнимых с теми, которые отмечаются под пологом леса и на подветренных опушках. На вырубках такой ширины перекрестное опыление одиночных семенных деревьев обеспечивается не только за счет взаимного опыления (при 15—20 деревьях на 1 гектаре расстояние между ними будет 20—25 м), но и за счет полета пылины от стен леса.

Представляет интерес количественная характеристика плодоношения деревьев в лесу и на вырубке. Она изучалась в лиственнично-березовом лиственничнике (дерево II класса по Крафту, высота 19,8 м, диаметр 20 см, возраст 92 года, начало кроны на высоте 9,9 м, вес кроны 46 кг) и на прилегающей к нему вырубке 1948 г. (одиночное дерево, высота 15,8 м, диаметр 17 см, возраст 90 лет, начало кроны 5,4 м, вес кроны 38 кг).

Кроны срубленных деревьев разделялись на секции, начиная от вершины (0—1, 1—2, 2—3, 3—4 м и т. д.), сучья обрубались и взвешивались. Далее отделялись «плодовые» побеги — те, на которых имелись мужские колоски и женские шишки или сохранились старые шишки. Эти побеги взвешивались, измерялись и на них подсчитывалось число колосков и женских шишек, которое потом пересчитывалось на 1 м длины «плодовых» побегов. Результаты подсчета приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Число мужских колосков и женских шишек на деревьях в лесу и на вырубке

Расстояние от вершины (в м)	Дерево в лесу		Дерево на вырубке	
	на 1 м длины побегов (штук)		на 1 м длины побегов (штук)	
	шишки	колоски	шишки	колоски
0—1	60	2552	11	48
1—2	452	14475	766	6851
2—3	352	20351	772	11062
3—4	155	15955	496	14514
4—5	33	8672	575	22244
5 и ниже	—	1533	290	11776

Итого: 1952 63538 3908 67208

Количество колосков как абсолютное, так и относительное к единице длины побегов почти одинаково в обоих случаях. Разница же в числе женских шишек значительна: у дерева, взятого на вырубке, их число больше, чем у срубленного в лесу, а число шишек, приходящееся на 1 м длины побегов, соответственно больше в 4—5 раз. Имеются существенные различия и в распределении колосков и шишек в пределах кроны.

У дерева из леса почти все шишки располагаются в верхней половине кроны (рис. 4), где число шишек на единицу длины побегов значительно больше. Колоски по длине кроны распределены более равномерно, за исключением вершины и самой нижней части, хотя количество их, приходящееся на 1 м длины побегов в пределах

кроны, мало изменяется. У дерева, растущего на вырубке, женские шишки распределены довольно равномерно по всей длине кроны, кроме верхних и нижних ветвей, где их мало, но все же более половины их сосредоточено в верхней части кроны. Колоски, наоборот, преимущественно находятся в нижней половине кроны. Число колосков, отнесенное к единице длины побегов, здесь также сравнительно мало изменяется в пределах кроны.

Отмеченное выше сосредоточение женских шишек преимущественно в верхней части кроны вообще характерно для деревьев, растущих в лесу, хотя распределение их по тропе может варьировать в зависимости от степени относительного развития

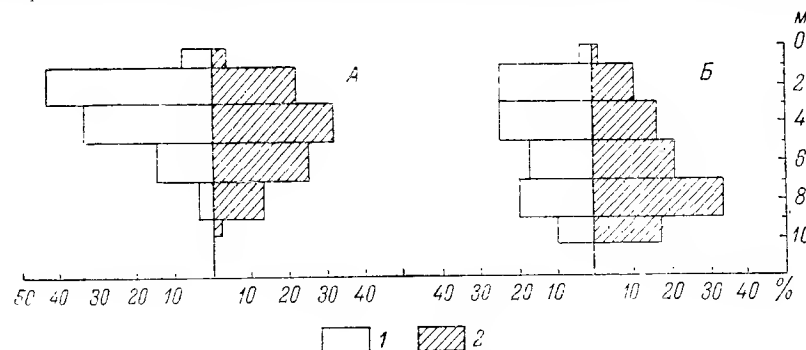


Рис. 4. Распределение женских шишек и мужских колосков в кронах деревьев на различном расстоянии от вершины в % от их общего количества, учтенного на каждом дереве.

A — дерево в лесу; B — дерево на вырубке. 1 — шишки, 2 — колоски.

деревьев. В табл. 3 приведены средние результаты учета шишек на деревьях разных классов роста (по Крафту) в 100, 130 и 170-летних лиственнично-березовых лесах. Кроны деревьев делились на три равные части по высоте. У каждой части отдельно взвешивались сучья вместе с хвоей и подсчитывались шишки.

Отчетливо выражено возрастание удельного веса верхних частей кроны от I к IV классу (деревья V класса имели отмирающие верхушки) при соответствующем снижении доли, приходящейся на среднюю и нижнюю части. Обращаясь к распределению шишек в пределах кроны, можно отметить, что оно связано со степенью развития отдельных частей последней. Чем хуже развито дерево и чем меньшим количеством солнечной радиации оно пользуется, тем большая часть шишек сосредоточена в верхней части кроны.

Отметим, что распределение шишек внутри кроны у деревьев I класса, по Крафту, возвышающихся над пологом леса и достаточно освещенных, довольно близко к тому, которое наблюдалось у дерева, растущего на вырубке (рис. 4).

Кречетова (1960) указывает, что в Амурской области в урожайные годы шишки равномерно распределены по кроне, а в малоурожайные находятся в ее верхней части. В лиственничниках центральной Якутии этого не наблюдается и распределение шишек внутри кроны вне связи с величиной урожая зависит главным образом от относительного положения дерева в древостое.

Дерево, взятое на вырубке, выросло в сомкнутом древостое. Оно относилось, по-видимому, к III классу Крафта и в течение 12 лет росло на открытом месте в 30 м от стены леса. Урожай шишек на нем был выше не только, чем на соседнем дереве II класса в лесу, но и выше, чем на деревьях I класса в древостоях 100, 130 и 170-летнего возраста. Это обстоятельство подчеркивает желательность использования для сбора семян одиночных деревьев, растущих на вырубках и полянах шириной до 200 м.

Связи между количеством шишек и колосков и ориентированностью частей кроны относительно стран света выявить не удалось. Так, на дереве с равномерно развитой кроной на вырубке 1946 г. (высота дерева 10 м, диаметр 14 см, начало кроны на высоте

4 м, дерево поражено наивной гнилью) на южной половине кроны было 117 шишек и 1303 колоска, а на северной — 94 шишки и 1325 колосков (подсчет велся по секциям 1—2, 3—4 и 5—6 м, считая от вершины). По-видимому, это характерно для лиственничных с ее ажурной, слабо задерживающей свет, кроной.

Количество пыльников, продуцируемой деревьями в лесу и на вырубке, можно оценить лишь в порядке первого приближения. Средний вес пыльника, даваемого одним мужским колоском, 1,27 мг, т. е. значительно больше, чем в Амурской области, где он составляет 0,21 мг (Кречетова, 1960). Таким образом, продуктивность дерева на вырубке составляла около 85 г пыльников, а растущего в лесу — 80 г. В пересчете на гектар лиственничник в возрасте 100 лет IV класса с высотой 0,7 может дать приблизительно 50 кг пыльников. Мы не имеем возможности определить число пыльников в единице веса. В Амурской области в 1 мг содержится около 2500 пыльников (Кречетова, 1960). Если принять эту цифру (по-видимому, в центральной Якутии в 1 мг пыльников больше), то 1 га лиственничника может дать огромное количество — до 13,10<sup>10</sup> пыльников. Пыльца даурской лиственницы отличается высокой энергией прорастания: в 10%-м растворе сахара и в воде она прорастала через 10—20 минут, а пыльца лиственницы сибирской и Сукачева — лишь на 5—6-й день (Маникос и Поздняков, 1960). Это обстоятельство также способствует успешному перекрестному опылению одиночных деревьев.

Коротко остановимся на урожае шишек в группе лиственнично-березовых лиственничников и распределении его по деревьям различных классов роста.<sup>2</sup> Учет производился на постоянных пробных площадях путем подсчета количества шишек на модельных деревьях, взятых по классам Крафта с последующим пересчетом на 1 га (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Распределение шишек по деревьям различных классов роста в % от учтенных на пробной площади

№ пробной площади	Возраст, лет	Средняя высота кроны	Среднее расстояние между деревьями (в м)	Классы роста, по Крафту					Количество шишек в пересчете на 1 га (в тыс. штук)
				I	II	III	IV	V	
5	50	0,46	1,6	95	5	—	—	—	30
4	100	0,70	1,9	98	2	—	—	—	200
2	130	0,61	3,2	68	30	2	1	—	826
18	170	0,46	3,8	51	38	6	5	1	642

В сомкнутых древостоях 50 и 100-летнего возраста плодоносили только деревья I класса и очень слабо — II класса. На других деревьях шишки отсутствовали. В старых древостоях с уменьшением сомкнутости кроны и увеличением среднего расстояния между деревьями выявляется тенденция к сокращению доли урожая, приходящейся на деревья I класса за счет возрастания доли II и частично III и IV классов.

Если бы семена не были уничтожены вредителями, то в среднем по урожайности год, каким был 1960 г. на 1 м<sup>2</sup> поверхности почвы в лесах лиственничных мог бы выпасть от 1 до 3 тыс. семян, что подчеркивает высокую репродуктивную способность даурской лиственницы.

Даурская лиственница является сравнительно молодым видом. Дылис (1960), изучавший историю развития лиственницы Северо-Востока, приходит к выводу, что еще в плейстоцене в восточной части Сибири была распространена лиственница, близкая к современной сибирской. С середины плейстоцена даурская лиственница начала продвигаться с северо-востока на юг и запад и к настоящему времени на огромных пространствах к востоку от Енисея почти целиком вытеснила обитавшую здесь сибирскую лиственницу.

Можно предположить, что энергичная инвазия даурской лиственницы в известной мере связана с отмеченными выше особенностями ее плодоношения, дающими ей преимущества по сравнению с сибирской лиственницей. Это находит отражение и в наблюдающемся более успешном возобновлении даурской лиственницы.

Основные выводы из проведенных исследований сводятся к следующему.

Даурская лиственница, растущая в центральной Якутии, отличается не только от лиственницы Сукачева и сибирской, но и от даурской из бассейна Амура. Она способна давать доброкачественные семена при произрастании изолированными друг от друга деревьями (расстояние в пределах от 20 до 120 м).

<sup>1</sup> Вес пыльника из 415 колосков, собранных с 2 деревьев, был 0,5280 г.

<sup>2</sup> В 1960 г. семена были почти целиком уничтожены энтомофагами, поэтому определить урожай их затруднительно. По многочисленным подсчетам, произведенным Е. С. Петренко, в среднем в одной шишке содержится 40 полноценных семян. Вес 1000 шт. семян колеблется от 2,7 до 3,5 г (Поздняков, 1961).

Пыльца, продуцируемая ею в больших количествах, разлетается на значительные расстояния даже при слабых ветрах. Это обстоятельство в сочетании с высокой фертильностью пыльцы обеспечивает перекрестное опыление семенников и одиночных деревьев на довольно большой площади открытых мест. Самоопыление в естественных условиях при этом вряд ли имеет широкое распространение.

Высокие всхожесть и энергия прорастания семян и частая повторяемость урожаев облегчают расселение и успешное возобновление се на вырубках и гарях.

Лесоводственные мероприятия, связанные с возобновлением лиственничных лесов, необходимо разрабатывать только с учетом видовых особенностей лиственницы, а в пределах вида, занимающего большой ареал, с учетом их местных особенностей.

Небольшое по объему и продолжительности и территориально ограниченное исследование биологии плодоношения даурской лиственницы необходимо расширить с тем, чтобы были охвачены наиболее характерные и хозяйственно важные части ареала этого вида.

#### Литература

- Алексеев С. В. и А. А. Молчанов. (1958). Плодоношение сибирской лиственницы в северных условиях. Советск. Север. 8. — Верховцев Е. П. и А. П. Дарионов. (1936). Как заготавливать семена лиственницы сибирской. — Дылис Н. В. (1947). Сибирская лиственница. Матер. к познанию фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. бот., 2 (X). МОНП. — Дылис Н. В. (1948). О самоопылении и разном опылении лиственницы. ДАН СССР, XI, 4. — Дылис Н. В. (1960). Изменчивость и формовое разнообразие лиственницы Восточной Сибири и Дальнего Востока. Автореф. диссерт. М. — Кречетова Н. В. (1960). Особенности плодоношения лиственницы даурской. Лесн. хоз., II. — Манжос А. М. (1952). Особенности развития женского гаметофита у лиственницы сибирской при перекрестном опылении и самоопылении. ДАН СССР, LXXXV, 2. — Манжос А. М. и Л. К. Поздняков. (1960). Трилопная форма лиственницы даурской в Центральной Якутии. ДАН СССР, 130, 2. — Петренко Е. С. (1961). Массовые вредители шишек и семян даурской лиственницы в Центральной Якутии. Матер. конф. по исполз. лиственницы в пар. хоз. — Поздняков Л. К. (1957). Плодоношение одиночных семенников лиственницы даурской. Лесн. хоз., II. — Поздняков Л. К. (1961). Плодоношение и посевные качества семян даурской лиственницы. Матер. конф. по исполз. лиственницы в пар. хоз. — Тимофеев В. П. (1948). Выращивание лиственницы. — Шиманюк А. П. (1949). Причины слабого возобновления лиственницы Сукacheва. ДАН СССР, LXVI, 3.

Институт леса и древесины  
Академии наук СССР,  
г. Красноярск.

(Получено 13 IV 1961).

С. А. Зубов и Н. А. Луганский

#### КЕДР СИБИРСКИЙ В ОКРЕСТНОСТЯХ СВЕРДЛОВСКА

В Свердловскую область кедр сибирский (*Pinus sibirica* [Rupr.] Mayr) заходит из Сибири, где находятся основные его массивы.

Южная граница сплошного ареала, изучавшаяся различными авторами (Meinshausen, 1859—1860; Крылов, 1881; Слонов, 1892; Семенов, 1928; Дылис, 1946; Горчаковский, 1949а, 1956), проходит севернее Свердловска, приблизительно по 57° с. ш. Спорадически кедр встречается значительно южнее — до 55° (Горчаковский, 1956). Единичные деревья кедр отмечены и на юго-востоке Свердловской обл. в Приыштинских борах, граничащих с лесостепью.

Ряд авторов считает ареал кедр медленно прогрессирующим (Городков, 1912; Горчаковский, 1949б). Однако большинство исследователей отмечают сокращение его ареала (Кеннен, 1885; Барышевцев, 1917, и др.). Поэтому внимательное изучение и описание каждого вновь обнаруженного «островка» или отдельных экземпляров кедр вне его сплошного ареала представляет значительный теоретический и практический интерес.

В марте—апреле 1960 г. авторами статьи под руководством Н. А. Коновалова проводилось исследование и описание кедр на территории учебного лесхоза Уральского лесотехнического института, расположенного в 20 км к северо-западу от Свердловска.

Учебный лесхоз находится на восточном склоне южной части Среднего Урала. Географические координаты 56°50'—57°03' с. ш. и 60°15'—60°30' в. д. По физико-географическому районированию Н. П. Архиповой (1958), территория лесхоза относится к низкотермальному южнотаяскому району. Климатические условия его типичны для Среднего Урала.

Преобладающими породами на территории лесхоза являются сосна (74% от лесопокрытой площади) и береза (21%). Основными типами леса являются сосняки зеленомошники и травяные, ельники хвощовые и зеленомошники (Коновалов, 1949).

По материалам лесохозяйства, на территории лесхоза числится один участок, в составе древостоя которого имеется кедр сибирский: участок этот кратко описан П. А. Горчаковским (1956). Он расположен в 57—58 кварталах Верх-Исетского лесничества и имеет общую площадь 4,3 га. Состав древостоя — 3Е2С4В1Н, полнота — 0,7, бонитет — IV, класс возраста — IV, средний диаметр — 15 см, средняя высота — 14 м. Тип леса можно определить как ельник сфагново-хвощовой. Почва торфяно-болотная с высоким уровнем грунтовых вод, переходящая в южной части участка в дерново-слабоподзолистую суглинистую, с выходами материнской породы — гранита — на дневную поверхность.

Подлесок выражен слабо и представлен: sp.—sol. — *Rosa acicularis* Lindl., *Juniperus communis* L., *Lonicera xylosteum* L. В травяном покрове встречаются: сор.<sub>2</sub> — *Equisetum silvaticum* L., *Carex globularis* L., сор.<sub>1</sub>—sp. — *Cassandra calyculata* D. Don, *Ledum palustre* L.; sol. — *Linnaea borealis* Gronow., *Lycopodium annotinum* L., *L. clavatum* L. и другие виды.

Стеней покрытия почвы 0,4—0,5. Моховой покров разменен неравномерно и представлен: сор.<sub>2</sub> — *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt., *Hylocomium pro-liferum* (L.) Ldb., *Sphagnum girgensohnii* Russ.; сор.<sub>1</sub> — *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Kling. Стеней покрытия почвы моховым покровом 0,4.

На всей площади насчитывается около 200 экземпляров кедр, относящихся к различным возрастным группам. Учетом были охвачены 160 взрослых деревьев и все экземпляры благонадежного подроста высотой более 2 м.

В результате расчленения деревьев по диаметрам и высотам на участке четко обозначились 5 возрастных поколений со следующими таксационными данными (табл. 1).

Данные табл. 1 позволяют прийти к выводу о преобладании в составе древостоя наиболее перспективных по плодоношению поколений кедр в возрасте от 101 до 250 лет. Второе возрастное поколение (201—250 лет) нами изучалось с точки зрения изменчивости деревьев кедр по некоторым морфологическим признакам и биологическим свойствам.

Как и в зоне сплошного произрастания кедр на Среднем Урале, деревья этой породы по характеру коры расчленяются на две крупные группы: сосновидную и слововидную (Луганский, 1960). Из 76 деревьев второго возрастного поколения 47 или 61,8% характеризуются сосновидной корой, остальные относятся к слововидной группе.

У всех деревьев изучались высота, диаметр на высоте 1,3 м, число годовичных слоев в последнем сантиметре диаметра, толщина годовичного слоя и толщина коры на высоте груди. Три последних признака нечислялись как средние арифметические двух измерений, произведенных с южной и северной сторон дерева. Пробы брались с помощью простейшего бурава Пресслера.

Данные статистической обработки полученных результатов приведены в табл. 2. Данные табл. 2 показывают, что группы деревьев с различным характером коры значительно различаются между собой по изучаемым признакам. Разница по таким признакам, как высота деревьев, составляет 12,5%, диаметр 20,3%, толщина годовичного слоя в последнем сантиметре 15,0%. Толщина коры у сосновидных деревьев на 37,4% больше, чем у особой слововидной группы. Если неходить из указания (Правдин, 1960) о том, что быстрорастущие формы — это формы, растущие быстрее других не менее чем на 10—15%, то группу сосновидных деревьев следует отнести к таковым.

Нами изучалась также динамика плодоношения кедр за последние 12 лет. Мы использовали биологический метод (Нестеров, 1914), определяя число шишек или следов от них после опадания, приходящихся на один побег.

Для изучения плодоношения были отобраны 20 деревьев кедр (10 сосновидных, и 10 слововидных). С каждого дерева было взято по 15 ветвей с верхней трети кроны. Длина ветвей обязательно включала прирост 12 последних лет.

Получены следующие данные, которые приведены в табл. 3.

Как видно из табл. 3, абсолютно неурожайных лет для всего насаждения не отмечено. Плодоношение, хотя бы незначительное, бывает ежегодно. Наиболее обильным плодоношением кедр отличался 1949, 1953, 1957 и 1959 гг. Значительно меньше урожай был в 1950, 1951, 1955 и 1960 гг., в остальное время плодоношение было незначительным. Наиболее обильно почти во все годы за исключением 1950 г. плодоносили деревья с сосновидным характером коры.





М. Ю. Степанова

# ФУЗАРИОЗЫ ОДНОЛЕТНИХ БОБОВЫХ КУЛЬТУР В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

С 2 рисунками

В течение последних лет в условиях Ленинградской области наблюдалось значительное распространение фузариозных заболеваний на однолетних бобовых культурах, в частности на горохе, вики, люпине.

В отечественной литературе имеется лишь одна работа, касающаяся фузариозного заболевания гороха в условиях Ленинградской области. З. Н. Халеева (1956) при изучении в этой области микрофлоры гороха наблюдала сильное поражение последнего корневыми гнилями, вызываемыми *Fusarium* sp. В отношении фузариоза однолетних бобовых имеются также работы по БССР (Тупеневич, 1932), по Воронежской (Зажурило, 1935) и Одесской областям (Штеренберг, 1949).

Данные по вредоносности фузариозных заболеваний и наряду с этим слабая изученность видов рода *Fusarium* побудили нас заняться всесторонним изучением фузариозов однолетних бобовых.

В задачу наших исследований (1958—1959 гг.) входило изучение типов фузариозных заболеваний однолетних бобовых растений, видового состава возбудителей, патогенности, специализации и вредоносности отдельных видов.

Типы поражения выявлялись путем изучения заболевания как в полевых условиях, так и в вегетационных опытах.

При обследовании полей совхозов Ленинградской области («Выборгский», «Красный пахарь», «Красный октябрь») и опытных полей Всесоюзного института защиты растений и Всесоюзного института растениеводства выявились два основных типа болезни — увядание растений с поражением их сосудистой системы и корневые гнили (типа черной ножки). Чаще встречалось увядание растений, которое наблюдалось

Рис. 1. Входы люпина, пораженные *Fusarium avenaceum*.

в фазе всходов и в другие периоды вегетации. На всходах первые признаки увядания обнаруживались уже в фазе 2—4 листочков, у них появлялись признаки хлоротичности и затем происходило медленное увядание. При анализе корневых систем отмечалось слабое побурение в области корневой шейки, а при выделении гриба из ткани корней в чистую культуру появлялось типичное спороношение *Fusarium*. У взрослых растений болезнь имела характер типичного увядания, которое наблюдалось в различные фазы их развития, до цветения и в период формирования бобов. На зараженных растениях бобы были, как правило, недоразвитыми, со сморщенными семенами.

Корневые гнили в основном встречались при поражении всходов и редко отмечались в случае поражения взрослых растений. При поражении всходов корневыми гнилями часто наблюдалось, кроме побурения и утончения прикорневой части стебля, загнивание семядолей с образованием на них спороношения гриба (рис. 1).

Подобные симптомы проявления фузариозного заболевания на бобовых культурах уже отмечались рядом авторов. Р. М. Штеренберг (1949) отмечает два типа проявления фузариоза на горохе — корневые гнили и трахеомикозное увядание. Волленбергер (Wollenberger, 1938), изучая фузариозное заболевание коровьего горошка, разделяет виды *Fusarium* на поражающие сосудистую систему и вызывающие корневые гнили. Ун и Фанг (Un a. Fang, 1948) описывают типичные корневые гнили на бобах. Шредер (1956) и Хилдрет (Hildreth, 1958) также указывают на два типа поражения гороха — увядание и загнивание корней. Кроме увядания и корневых гнилей, следует отметить еще один тип болезни — загнивание бобов. Обычно оно происходит при соприкосновении их с почвой — источником инфекции, реже от воздушной инфекции. Интенсив-

ное заражение бобов наблюдается в более ранний период их формирования, что было подтверждено и в наших опытах искусственного заражения бобов.

При изучении видового состава возбудителей различных типов фузариозных заболеваний исследовались образцы с соответствующими типами поражения, из которых грибы выделялись в чистую культуру.

Общезвестна вариабельность грибов рода *Fusarium* и связанная с этим сложность определения их вида. Этим, по-видимому, объясняется то обстоятельство, что большинство авторов, изучавших фузариозы, ограничивалось лишь родовым названием (Абрамов, 1931; Катаева, 1931; Зажурило, 1935; Шульцман, 1950; Иванова и Холопова, 1956; Халеева, 1956, и др.).

В наших исследованиях определение проводилось по методике В. П. Билай (1955). В качестве питательной среды использовался сусло-агар; на 15-й день культивирования производилось определение гриба до секции, а затем и до вида. При этом учитывались следующие основные признаки: характер пигментации, наличие микро- и макроконидий, их расположение на коницих, размеры, форма, степень изогнутости, строение базальной клеточки, ширина и длина конидий, длина верхней клетки, ее изогнутость, наличие хламидоспер и др.

В результате проведенной работы было выделено 32 штамма грибов, относящиеся к 7 видам *Fusarium*, а именно: *F. avenaceum* (Fr.) Sacc., *F. solani* (Mart.) App. et Wt., *F. oxysporum* Schl. emend. Snyd. et Hans. f. *pisi*, *F. moniliforme* Sheld., *F. gibbosum* App. et Wt., emend. Bilal, *F. culmorum* (W. G. Sm.) Sacc., *F. semitectum* Berk. et Rav.

Наибольшее количество штаммов относилось к одному из представителей паразитной секции *Elegans*—*F. oxysporum* f. *pisi*. Данная форма была выделена с пораженных растений гороха, вики, люпина, маша, пута, а также с пораженных растений сорной вики и мышиного горошка. Непосредственно из семян этот вид *Fusarium* выделялся редко. *F. oxysporum* f. *pisi* является основным возбудителем увядания всходов и взрослых растений бобовых культур, вызывающим поражение их сосудистой системы. Другие обнаруженные виды, такие, как *F. avenaceum* и *F. solani*, как правило, вызывают корневые гнили. Виды *F. culmorum*, *F. moniliforme*, *F. gibbosum* и *F. semitectum* по типичности для бобовых культур и были выделены в количестве 1—2 штаммов.

Ниже приводим описание морфологических признаков основных паразитных видов и форм при их росте на сусло-агаре на 15 день.

***F. oxysporum* f. *pisi*.** Мицелий бело-розовый, пленчатопушистый; строма кармино-красная; хламидоспоры многочисленные; микроконидии обильные, овальные, преимущественно одноклеточные; макроконидии в основном с тремя перегородками, слегка изогнутые, с одинаковым диаметром на протяжении всей своей длины, со слегка заостренной верхней клеткой, с ножкой у основания. Предельные размеры этих макроконидий — 31,0—52,7 × 3,1 м, с пятью перегородками — 48,6—58,9 × 3,1—3,8 м. Вызывает увядание растений.

***F. avenaceum*.** Мицелий пышный, бело-розовый; строма карминовая; хламидоспоры и микроконидии отсутствуют. Макроконидии в спородохиях, имеющих лососевый цвет и на мицелии, тонкостенные, слабо изогнутые, одинаковой ширины на протяжении всей длины, суженные к основанию и верхине, с удлиненной верхней клеткой, с ножкой у основания, преимущественно с пятью перегородками. Предельные размеры 46,5—65,0 × 3,1—3,8 м. Вызывает корневые гнили.

***F. solani*.** Мицелий пышный, беловато-кремового цвета, слегка пленчатый, строма белая; хламидоспоры обильные; микроконидии немногочисленные, овальные; макроконидии слегка изогнутые, толкостенные, со слегка суженной тупой верхней клеткой, с сосочком или ножкой у основания, преимущественно с тремя перегородками. Предельные размеры 21,7—34,1 × 4,6—6 м. Вызывает корневые гнили. Морфология конидий видов и форм *Fusarium* в культурах, выделенных из семян, корней и стеблей однолетних бобовых растений, представлена на рис. 2.

Все выделенные виды и формы рода *Fusarium* патогенны по отношению к растениям семейства *Leguminosae*, но в различной степени. Проверку патогенности мы проводили путем инокуляции семян в растений в различные фазы их развития. С этой целью использовался метод непосредственной инокуляции растений и внесение инфекции в почву. Степень патогенности определялась по проценту невыходящих семян, загнивших проростков и проценту выпадения всходов и взрослых растений.

В результате проведенных опытов выяснилось, что наиболее интенсивно заражались всходы как при почвенной инфекции, так и при непосредственном заражении растений. Также сильно заражались бобы при инокуляции их в фазе молочной спелости. При инокуляции семян наблюдалось почти 100%-е их поражение. В фазе цветения растения заражались слабо, отмечалось лишь образование отдельных незначительных темно-бурых пятен на стеблях в местах нанесения инфекции. На табл. 1 и 2 представлены результаты инокуляции всходов (почвенная инфекция) и бобов в фазе молочной спелости различными видами *Fusarium*. Данные проведенных опытов инокуляции показали, что наиболее патогенными являются *F. avenaceum*, *F. solani* и *F. oxysporum* f. *pisi*.

Дальнейшие наши исследования заключались в установлении способности видов *F. solani*, выделенных с бобовых культур, вызывать поражение представителей других семейств. С этой целью, выделенными нами видами и формами *Fusarium* проводилась инокуляция растений из семейств *Leguminosae*, *Compositae*, *Gramineae*, *Cucur-*

bitaceae, Malvaceae, Solanaceae и Cruciferae. Инкулировались растения в фазе всходов. В итоге исследований было установлено поражение всеми имеющимися видами *Fusarium* почти всех инкулированных растений, но в различной степени (табл. 3).

Из табл. 3 видно, что интенсивнее болезнь проявлялась у представителей сем. Leguminosae. Наиболее сильно видами *Fusarium* поражался горох (*Pisum sativum* L.),

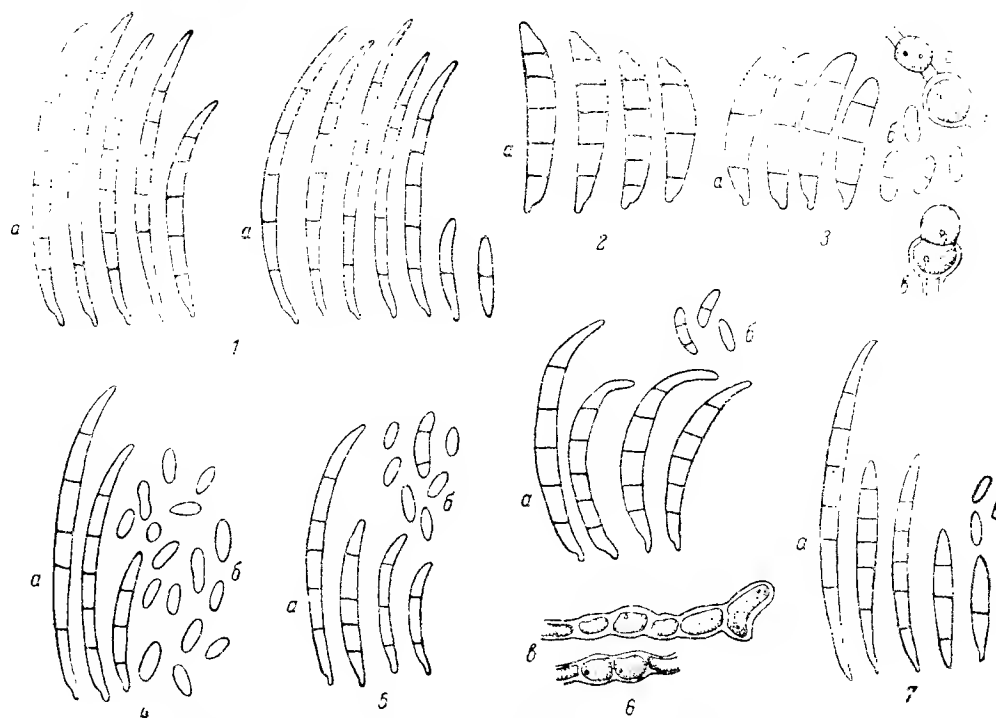


Рис. 2. Морфология конидий видов и форм *Fusarium* в культурах, выделенных из семян, корней и стеблей однолетних бобовых растений.

1 — *F. oxysporum*; 2 — *F. culmorum*; 3 — *F. solani*; 4 — *F. oxysporum* f. *pisi*; 5 — *F. moniliforme*; 6 — *F. gibbolum*; 7 — *F. semitectum*; а — макроконидии; б — микроконидии; в — хламидоспоры.

нут (*Cicer arietinum* L.), соя (*Glycine hispida* Zucc.) и донник (*Melilotus albus* L.); вика (*Vicia sativa* L.), фасоль (*Phaseolus vulgaris* L.), чечевица (*Lens esculenta* L.) и маш (*Phaseolus aureus* [Roxb.] Piper) заражались слабее. Отрицательные результаты были получены при инкуляции вики видом *F. solani*, *F. moniliforme* не заражал маш и

ТАБЛИЦА 1

Результаты инкуляции всходов однолетних бобовых культур видами *Fusarium* (1958 г.)

Культура	<i>F. oxysporum</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>pisi</i>	<i>F. solani</i>	<i>F. moniliforme</i>	<i>F. gibbolum</i>	<i>F. culmorum</i>
<i>Pisum sativum</i> L. . . . .	+++	+++	+++	+++	+++	---
<i>Cicer arietinum</i> L. . . . .	+++	+++	+++	+++	+++	---
<i>Glycine hispida</i> Lucr. . . . .	+++	+++	+++	+++	+++	---
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. . . . .	+++	+++	+++	+++	+++	---
<i>Vicia sativa</i> L. . . . .	+++	+++	---	+++	+++	---
<i>Lens esculenta</i> L. . . . .	+++	+++	---	+++	+++	---
<i>Phaseolus aureus</i> (Roxb.) Piper . . . . .	+++	+++	---	---	+++	---
<i>Melilotus albus</i> L. . . . .	+++	+++	---	---	+++	+++
<i>Vicia cracca</i> L. . . . .	+++	+++	---	---	---	---

Примечание. +++ — загнивание семян и всходов (100%); ++ — угнетение и загнивание всходов (50%); + — единичное загнивание семян и всходов; — — отрицательные результаты инкуляции.

ТАБЛИЦА 2

Результаты инкуляции бобов однолетних бобовых культур видами *Fusarium* (1958 г.)

Культура	<i>F. oxysporum</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>pisi</i>	<i>F. solani</i>	<i>F. moniliforme</i>	<i>F. gibbolum</i>	<i>F. culmorum</i>
<i>Pisum sativum</i> L. . . . .	---	---	---	---	---	---
<i>Cicer arietinum</i> L. . . . .	---	---	---	---	---	---
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. . . . .	---	---	---	---	---	---
<i>Ph. aureus</i> (Roxb.) Piper . . . . .	---	---	+	---	---	---
<i>Vicia sativa</i> L. . . . .	---	---	---	---	---	---
<i>Lens esculenta</i> L. . . . .	---	---	---	---	---	---

Примечание. + — поражение бобов (10%); --- — поражение бобов (50%); -- — единичное поражение бобов; — — отрицательные результаты инкуляции.

ТАБЛИЦА 3

Результаты инкуляции растений из различных семейств видами *Fusarium* (1959 г.)

Культура	<i>F. oxysporum</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>pisi</i>	<i>F. solani</i>	<i>F. moniliforme</i>	<i>F. gibbolum</i>
<b>Сем. Leguminosae</b>					
<i>Pisum sativum</i> L. . . . .	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Cicer arietinum</i> L. . . . .	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Glycine hispida</i> Lucr. . . . .	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. . . . .	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Phaseolus aureus</i> (Roxb.) Piper . . . . .	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Vicia sativa</i> L. . . . .	+++	+++	---	+++	+++
<i>Lens esculenta</i> L. . . . .	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Melilotus albus</i> L. . . . .	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Vicia cracca</i> L. . . . .	+++	+++	+++	+++	+++
<b>Сем. Gramineae</b>					
<i>Triticum vulgare</i> Vill. . . . .	---	---	+++	+++	+
<i>Zea mays</i> L. . . . .	---	---	+++	+++	+
<b>Сем. Cucurbitaceae</b>					
<i>Cucumis sativus</i> L. . . . .	+	---	---	+	---
<b>Сем. Malvaceae</b>					
<i>Gossypium hirsutum</i> L. . . . .	---	---	+	+++	+++
<b>Сем. Solanaceae</b>					
<i>Solanum lycopersicum</i> L. . . . .	---	---	+++	---	---
<b>Сем. Cruciferae</b>					
<i>Brassica oleracea</i> L. . . . .	---	---	+	---	---
<b>Сем. Compositae</b>					
<i>Helianthus annuus</i> L. . . . .	---	---	---	---	---

Примечание. +++ — полное загнивание семян и гибель всходов; ++ — более слабое поражение всходов; + — единичные пораженные растения; — — отрицательные результаты инкуляции.



У современных особей клетки имеют вставочный радиально исчерченный ободок, 18—20 птрихов в 10 м, отсутствующий у ископаемых форм. Количество шипиков на створке, расположенных равномерно в прикраевой зоне, как у современных, так и у ископаемых форм очень варьирует не только у различных особей, но даже на разных створках у одной клетки. Так, среди верхнесарматских образцов нам встретилась клетка, у которой на одной створке было 5 шипиков, а на другой 6 (таблица. 18, 19).

Все вышеприведенные виды, обитающие в современных южных морях в пределах СССР, — в Черном, Азовском и Каспийском — следует рассматривать как реликты Верхнесарматского, Мэотического, а отчасти и Акчагыльского бассейнов. По-видимому, в связи с изменением физико-химического режима наших современных южных морей по сравнению с бассейнами верхнего мшэоцена произошли некоторые изменения и в морфологии этих видов. Каспийские экземпляры всех изученных видов по морфологическим особенностям стоят ближе к ископаемым, а именно к более древним — верхне-

Размеры и количество структурных элементов  
у современных и ископаемых форм

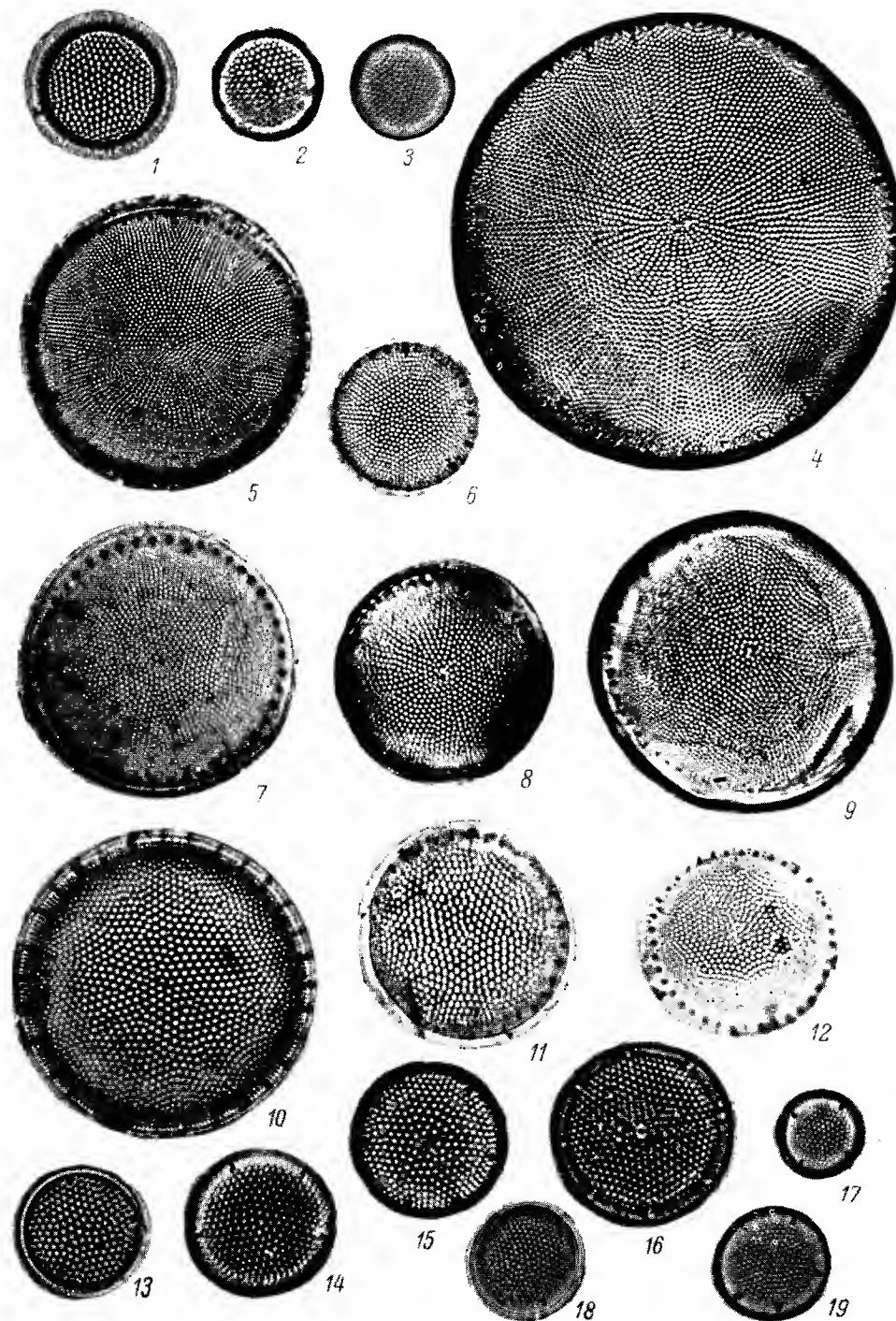
Виды рода <i>Thalassiosira</i>	Местонахождение	Соленость (в ‰)	Диаметр створок (в м)	Ареолы (в 10 м)		Шипи- ки (в 10 м)
				на сере- дине створки	у края створки	
<i>Th. parva</i> Pr.- Lavr. (таблица 1—3)	Черное море . . . . .	5.3—16	15—30	14—16	18—20	5—6
	Азовское » . . . . .	5.8—12.9	12.5—37	14—16	18—20	5—6
	Каспийское » . . . . .	4.7—10.1	13—15	12	16	5—6
	Верхний сармат . . . . .	—	11—18	12	16	5—6
<i>Th. subsalina</i> Pr.- Lavr. (таблица 4—9)	Черное море . . . . .	10—16	25—65	14—16	20—24	5—7
	Азовское » . . . . .	4.7—11.5	26.4—32	14—16	20—24	5—7
	Каспийское » . . . . .	12	26—60	12—15	16—18	4—6
	Акчагыл . . . . .	—	35—42	10—13	16—18	4—5
<i>Th. coronifera</i> Pr.- Lavr. (таблица 10—12)	Черное море . . . . .	5—16	16—48	9—10	15—17	3—4
	Азовское » . . . . .	8—11	16—35	10	16—17	3—4
	Каспийское » . . . . .	5—8	11—18	8—10	15—16	3—5
	Акчагыл . . . . .	—	16—23	10—12	12—14	4—5
<i>Th. variabilis</i> Ma- kar. (таблица, 13—19)	Верхний сармат . . . . .	—	16—35	9—10	12—14	5—6
	Азовское море . . . . .	6.5—9.9	16—23	9—10	11—12	4—6
	Каспийское » . . . . .	0.2—10	16—28	6—10	11—14	4—8
	Мэотле . . . . .	—	12—19.8	2.5—13.5	15—16	4—7
	Верхний сармат . . . . .	—	9—18	10—13	12—17	4—6

сарматским, чем черноморские. Это объясняется, по-видимому, тем, что Каспийское море в верхнем мшэоцене (попте) было изолировано от мирового океана, а к концу попта произошло полное разделение единого бассейна на два — Черноморский и Каспийский (Страхов, 1948). Гидрологический режим Каспийского моря не подвергался таким резким колебаниям, которые наблюдались в Черном море в конце третичного и в начале четвертичного времени. Поэтому условия среды обитания в Каспийском море оставались более постоянными и близкими к Сарматскому бассейну. Соленость, при которой обитают вышеуказанные современные каспийские виды, как это видно из приведенной таблицы, одинаковая; примерно такой же она была и в Сарматском бассейне, о чем свидетельствует экологический характер палеонтологических находок. В связи с этим большая близость именно каспийских, а не черноморских форм, к сарматским и мэотическим является вполне естественной.

#### Л и т е р а т у р а

К о з ы р е н к о Т. Ф. (1959). К диатомовой флоре верхнемшэоценовых отложений степного Крыма. П. Вестн. Лен. гос. ун-ва. 21, 4. — К у н ц о в а И. А. (1957). Диатомовые водоросли акчагыльских отложений района г. Уральска. ДАН СССР. 113, 6. — М а к а р о в а И. В. (1957). Диатомовые водоросли планктона Среднего и Южного Каспия. Диссерт., Бот. инст. АН СССР. Л. — М а к а р о в а И. В. (1959). Новые представители р. *Thalassiosira* из Каспийского моря. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, XII. — П р о ш к и н а - Л а в р е н к о А. П. (1955). Реликтовые диатомовые в планктоне Черного моря. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот.

<sup>1</sup> Для этого вида приводится количество шипиков по краю всей створки, а не в 10 м.



1—3 — *Thalassiosira parva* Pr.-Lavr.: 1 — черноморский, <sup>1</sup> 2 — каспийский, 3 — верхнесарматский; 4—9 — *Th. subsalina* Pr.-Lavr.: 4, 6 — черноморские, 5 — каспийский, 7 — акчагыльский, 8, 9 — верхнесарматский; 10—12 — *Th. coronifera* Pr.-Lavr.: 10 — черноморский, 11 — акчагыльский, 12 — верхнесарматский; 13—19 — *Th. variabilis* Makar.: 13—16 — каспийские, 17—19 — верхнесарматские. (Увел. 1000).

<sup>1</sup> 1—3, 4—6, 10 — неопубликованные микрофотографии А. П. Прошкиной-Лавренко; 7, 11 — неопубликованные микрофотографии И. А. Кунцовой.

инст. АН СССР, X. — Прошкпа-Лавренко А. П. (1960). К изменению названия *Thalassiosira coronata* Pr.-Lagr. на *Thalassiosira coronifera* Pr.-Lagr. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, XIII. — Страхов Н. М. (1948). Основы исторической геологии, ч. II. — Cleve P. T. (1873). On diatoms from the Arctic Sec. Bih. Kongl. Svensk. Vet. Akad. Handl., I, 13. — Hustedt F. D. (1927—1937). Die Kieselalgen in Rabenhorst's Krypt. Fl. von Deutsch. Ost. u. Schw., VII, Teil I, 1—5.

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

(Получено 15 IV 1961).

Г. П. Глушенко

## К БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ И ЭМБРИОЛОГИИ СКОПОЛИИ КАРНИОЛИЙСКОЙ

С 12 рисунками

Род *Scopolia*, относящийся к семейству *Solanaceae*, насчитывает небольшое количество видов. По Энглеру (Engler, 1897), он состоит из 4 видов; только один из них — скополия карниольская (*S. carniolica*) — распространен в Европе, а остальные в Азии. Однако в настоящее время в литературе появляются новые данные, свидетельствующие о том, что этот род, по-видимому, более многочислен. Так, например, из вида *S. carniolica* выделяют еще два вида: *S. caucasica* Kolesnik. (Колесников и Коверга, 1944) и *S. tubiflora* Kreyer (Крейер, 1950).

Виды рода скополия представляют значительный интерес в связи с содержанием в этих растениях алкалоидов группы атропина, в частности скополамина, имеющего широкое применение в фармакологии. Помимо этого, *Scopolia* относится к числу третичных реликтов, которые сохранились до настоящего времени, и с этой точки зрения также является интересным объектом.

В ряде работ дается подробная характеристика рода *Scopolia* со стороны морфологии и систематики (Колесников и Коверга, 1944; Семенова, 1955; Чопик, 1957, и др.). Что касается эмбриологических данных, то они крайне неполны и малочисленны.

Самуэльсон (Samuelsson, 1913) ссылается на скополию в связи с характеристикой эндосперма. Рисунки и микрофотографии при этом не приводятся. В работе К. Дальгрена (Dahlgren, 1915), посвященной изучению стадий перезимовки пыльцевых мешков и завязей у некоторых покрытосеменных растений, *S. carniolica* упоминается как растение, у которого заложение мужского и женского гаметофитов происходит в осенний период.

Габерландт (Haberlandt, 1922) исследовал скополию карниольскую с точки зрения вопросов адвентивной эмбриологии. Он отмечает очень раннее цветение этого вида. Основное внимание автор уделяет стерильным семяпочкам и приводит несколько рисунков, связанных с интересующими исследователя вопросами.

В отечественной литературе нам неизвестны работы, посвященные эмбриологии видов рода *Scopolia*.

Нами исследовалась *S. carniolica* Jacq., относящаяся к первой секции в роде *Euscolia* Wettst., распространенная в Западной Европе. На территории Советского Союза она широко представлена в районе Карпат.

Материал изучался и фиксировался на экспериментальной базе Института ботаники АН УССР в 1961 г.<sup>1</sup>

В качестве фиксационной жидкости была взята хромацетоформоловая смесь, по С. Г. Навашину, и ацето-алкоголь, по Карнуа (1:3). Приготовление препаратов проводилось по общепринятой цитологической методике. Срезы толщиной в 10 м окрашивались генцианвиолетом, по Ньютону, железным гематоксилином, по Гейденгайну, основным фуксинном с подкраской лихт-грюном, по Модилевскому.

Скополия карниольская относится к растениям раннего весеннего периода. В условиях весны 1961 г. на экспериментальной базе института побеги с бутонами начали появляться в первой половине марта, формируя куст высотой до 25—30 см. К моменту наиболее интенсивного развития кусты имеют высоту до 50—70 см.

Первые раскрывшиеся цветки отмечались также в марте. С конца первой половины апреля началось массовое цветение, которое продолжалось до 20-х чисел этого месяца. Цветки повислые, на тонких ножках. По длине тычинок и столбика они делятся на два типа: у I — столбик значительно возвышается над тычиниками, у II типа — пыльники и рыльце находятся на одном уровне. После раскрытия цветка в нем хорошо видны пять крупных пыльников, однако неоднократно наблюдалось варьирование в числе тычинок от 4 до 9. Размеры тычиночных нитей в цветке неодинаковы: одна пара наиболее длинных (13 мм), другая — несколько короче (12 мм) и последняя тычинка

<sup>1</sup> Часть зафиксированного материала была любезно предоставлена научным сотрудником отдела цитологии Института ботаники АН УССР О. П. Рыбченко, за что выражаю ему признательность.



самая короткая (10 мм). В среднем величина длинных и коротких тычинок по отношению к столбику выражается в следующих цифрах: при длине столбика 13 мм длинные и короткие тычинки были соответственно равны 12 и 11 мм (I тип), при длине столбика в 11 мм размер тычинок соответственно был равен 13 и 10 мм (II тип). Несмотря на то что во втором случае размер длинных тычинок равен 13 мм, а длина столбика 11 мм, они все же лежат на одном уровне, так как столбик находится на вершине завязи, которая имеет кеглеобразную форму, а тычинки прикреплены у ее основания. Наиболее широко распространены II тип цветка.

Различные по строению цветки, как правило, располагаются на разных кустах, но были отмечены случаи, когда один и тот же куст имел цветки обоих типов, с преобладанием второго.

Через день после раскрытия венчика пыльники начинают пылить. Наряду с различием в длине тычинок наблюдается разница и в сроках их созревания. Первыми раскрываются два пыльника длинных тычинок, на следующий день вторая по величине пара, и, наконец, на третий день пыльник наименьшей по размеру тычинки.

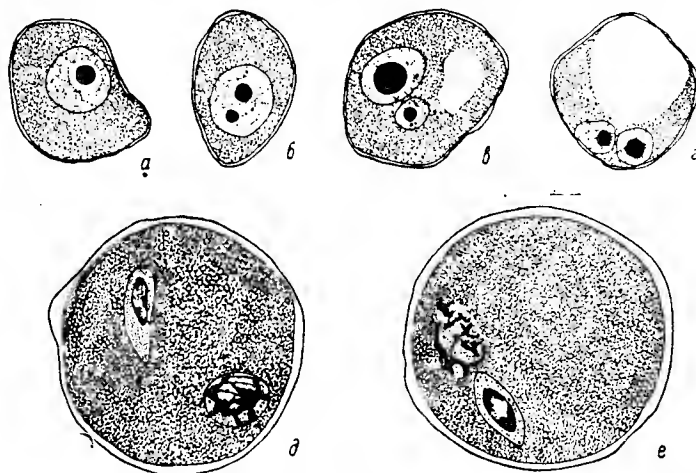


Рис. 1. Различные стадии развития пыльцы *Scopolia carniolica*, подробнее в тексте. (Увел. 900).

Однако эта последовательность часто нарушается: сначала пылят два, затем один и, наконец, последние два пыльника. В отдельных случаях можно наблюдать отмерший столбик и затянувшиеся раскрытие одного или двух пыльников.

Исследование ацето-карминным способом показало, что пыльца, взятая из разных по величине тычинок, жизнеспособна, по результатам эмбриологических исследований позволяют сделать вывод о причинах возможных задержек в развитии микроспор в более поздние раскрывающихся пыльниках. Так, например, пыльца, взятая из самых молодых пыльников, обычно двуклеточная. Однако в ряде случаев отдельные пыльники содержат также одноядерную пыльцу (рис. 1, а, б). По-видимому, такая пыльца содержит также одноядерную пыльцу (рис. 1, а, б). Если учесть, что цветение *S. carniolica* происходит в ранний весенний период, когда метеорологические условия особенно часто не благоприятствуют опылению, то становится ясным, что растянутость в созревании пыльцы, способствуя продолжению этого процесса, является важным приспособительным свойством данного вида.

Период восприимчивости рыльца продолжается 4—5 дней. Опадение лепестков происходит на 8-е сутки после его раскрытия. В условиях весны 1961 г. пыльца сохраняла жизнеспособность в течение первых двух дней после раскрытия пыльника.

Основными опылителями скополии являются пчелы и муравьи. По предварительным данным *S. carniolica* можно отнести к числу само- и перекрестноопыляющихся растений. Вегетационный период ее заканчивается в начале июня.

Эмбриологическое изучение этого вида было начато с исследования развития мужского и женского гаметофитов. В стадии бутонов, взятых с появляющихся из под земли побегов, мужской гаметофит представлен полностью сформировавшимися в морфологическом отношении элементами. К этому времени в пыльниках уже отсутствует тапетальный слой и лишь в редких случаях обнаруживались отдельные деформированные его клетки. По данным Дальгрена (1915), у *S. carniolica* микро- и макроспоры наблюдаются в поядре и явваре. На экспериментальной базе Института ботаники заложившиеся цветочные почки, а также формирующиеся бутоны с тычинками были обнаружены в октябре. Развивались они на укороченных побегах под землей.

Как известно, этот процесс характерен для многих растений, цветущих ранней весной, в частности для ряда древесных пород и в том числе плодовых деревьев.

В формирующемся пыльцевом зерне между ядрами видна четкая дифференциация: вегетативное ядро значительно крупнее генеративного (рис. 1, б). Отмечены случаи, когда оба ядра совершенно одинаковы по величине и морфологической структуре (рис. 1, в). Поскольку подобные картины наблюдаются у растений, полученных при отдаленной гибридизации, и обычно приводят к появлению стерильной пыльцы, то можно ожидать в данном случае возникновения некоторого числа неполноценных мужских половых клеток. В пыльце, прорастающей на рыльце, форма генеративной клетки удлиненная, вокруг ядра четко виден светлый участок плазмы (рис. 1, д). Деление генеративной клетки и образование спермиев происходит в пыльцевой трубке. Вегетативное ядро, не уменьшаясь в размерах, постепенно начинает дегенерировать, содержащее его теряет структуру и интенсивно адсорбирует краску. Через некоторое время у вегетативного ядра исчезает оболочка и оно принимает вид бесформенных глыбок, окрашивающихся гематоксилином в черный цвет (рис. 1, д, е).

К моменту образования двуклеточной пыльцы в пестике имеется от 50 до 70 и более семязпочек. Состоят они из одного интегумента и однослойного эпидермиса

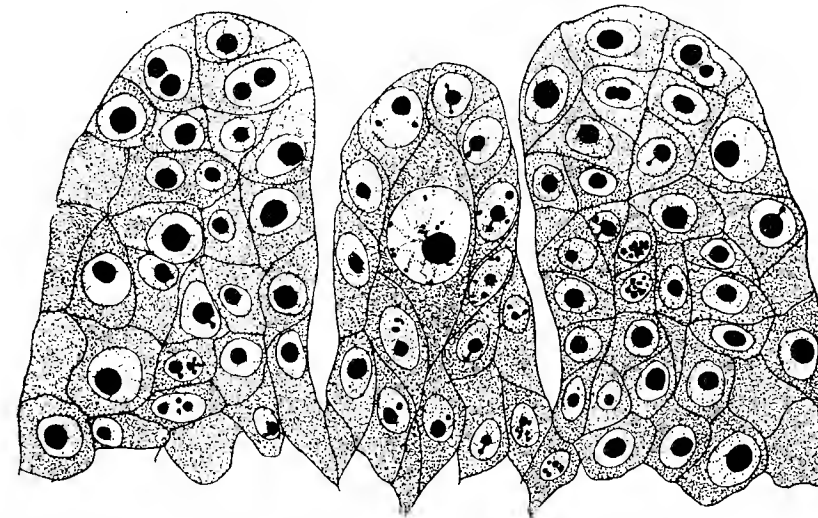


Рис. 2. Археспориальная клетка в семязпочке *Scopolia carniolica*. (Увел. 900).

нуцеллуса, под которым располагается археспориальная клетка (рис. 2). До начала редукционного деления археспориальная клетка значительно увеличивается в размерах. Она не отделяется предварительно кроющих клеток и является материнской клеткой макроспор. В дальнейшем, в результате двух последовательных делений, образуется тетрада линейно расположенных макроспор. При нормальном способе образования зародышевого мешка у *S. carniolica* через некоторое время начинается дегенерация третьей макроспоры (рис. 3, а), за которой следует гибель еще двух микропильных макроспор; наконец, из халазальной макроспоры развивается 8-ядерный зародышевый мешок. Наряду с нормальным способом формирования семязпочки и зародышевых мешков неоднократно наблюдались отклонения, связанные, например, с отсутствием покрова, в результате чего материнская клетка макроспор находилась только под эпидермисом нуцеллуса на вершине бугорка, состоящего из однородных клеток (рис. 4). Подобные семязпочки встречались довольно часто. В данном случае имеет место запаздывание в развитии интегумента в апикальной части семязпочки. В дальнейшем интегумент может развиваться до нормальных размеров, но может остаться и недоразвитым.

Помимо одной археспориальной клетки, у *S. carniolica* часто формируются дополнительные (рис. 5, а, б). На рис. 5, а видны археспориальные клетки. На рис. 5, б изображены две клетки, образовавшиеся в результате первого деления материнской клетки макроспор, под которыми располагаются две дополнительные археспориальные клетки. Судя по литературным данным, образование дополнительных археспориальных клеток свойственно и другим видам ссм. пасленовых (Бейлис, 1936; Рыбченко, 1959), однако относится к числу редких явлений. Эти клетки обычно отмирают, не формируя дополнительных зародышевых мешков. Так, например, на рис. 3, б видны 5 клеток, из которых верхняя и нижняя дегенерируют. Так как 5 макроспор явно не может образоваться в результате редукционного деления, то одна из них представляет собой отмирающую дополнительно засянувшую археспориальную клетку.

В случае нормального развития из нижней макроспоры в результате трех последовательных делений возникает 8-ядерный зародышевый мешок. Однако антиподы в нем рано исчезают. Яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и двух небольших синергид.



Полярные ядра лежат рядом, реже — одно из них находится в микрошлярной части зародышевого мешка, а другое — в халазальной. Элементы зародышевого мешка значительно варьируют по величине. Различия в размерах половых элементов, видимо, зависят от расположения семязачатка внутри завязи, что в свою очередь связано со снабжением ее питательными веществами.

В отдельных случаях встречались семязачатки с обращенными зародышевыми мешками, в которых наряду с перемещением яйцевого

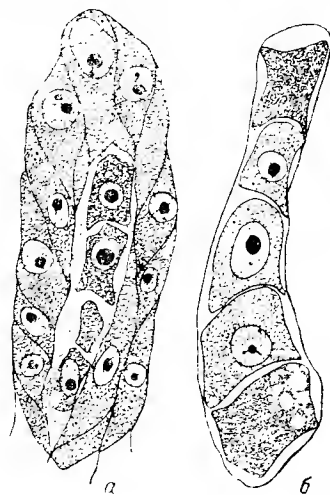


Рис. 3. Макроспории в семязачатке *Scopolia carnolica*. (Увел. 900).

*a* — нормальный способ развития макроспор; *b* — отклонение от нормального способа развития; дегенерация верхней и нижней клеток, из которых одна является дополнительной археспориальной клеткой.

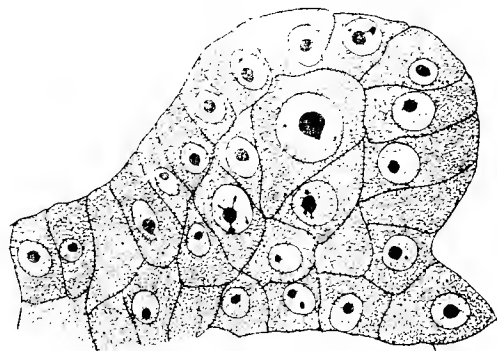


Рис. 4. Семязачаток с недоразвитым покровом. (Увел. 900).

аппарата и полярных ядер наблюдалось изменение формы зародышевого мешка — она становилась более вытянутой в области халазы и округлой в микрошлярном конце (рис. 6).

При благоприятных условиях прорастания пыльцы на рыльце происходит вскоре после опыления. Образующиеся при этом пыльцевые трубки очень крупные, с густым содержимым. Попутно следует отметить, что на искусственной среде пыльца почти не прорастает. Мы использовали в качестве среды 1%-ю желатину с 5, 10 и 20% сахарозы, а также среду из одной желатины. Только на среде с 1% желатины и 5% сахара пыльца проросла и образовались пыльцевые трубки. Их внешний вид свидетельствует о том, что данные условия не являются для них благоприятными. Длина пыльцевых трубок невелика, все они образовали на конце вздутия, некоторые начали ветвиться.

На рыльце столбика пыльца попадает в большом количестве. Пыльцевые зерна очень крупные. Внедряясь в ткань рыльца, они по мере роста значительно разрушают ее. Обнаружены отдельные пыльцевые зерна, у которых из одной поры прорастают две трубки. Генеративные элементы в них не просматриваются. Хотя прорастание пыльцы происходит вскоре после попадания ее на рыльце, однако дальнейший рост пыльцевых трубок происходит очень замедленно. На материале, фиксированном от 2 до 25 часов после опыления, в зародышевых мешках они не были еще обнаружены. Примерно в пределах от 45 до 50 часов пыльцевые трубки достигают до зародышевых мешков и их содержимое изливается внутрь его. В различно ориентированных в завязи семязачатках наблюдаются существенные колебания в сроках оплодотворения, что дает возможность наблюдать разные этапы слияния и развития оплодотворенных элементов. Обычно в верхних семязачатках имеются более поздние стадии, чем в нижних.

Рис. 5. Заложение дополнительных археспориальных клеток (*a*, *b*). (Увел. 900).

Эти колебания объясняются ориентацией их по отношению к растущим пыльцевым трубкам. Поэтому наблюдаются колебания в сроках их излияния в зародышевый ме-

шок в пределах от 45 до 50 часов. Возможны, конечно, случаи, когда пыльца, вновь попавшая на рыльце, прорастает и оплодотворяет ранее оплодотворенные элементы.

После прорастания в зародышевый мешок пыльцевая трубка изливает свое содержимое в одну из синергид, которая при этом гибнет, содержимое ее окрашивается гематоксилином в черный цвет. Таким образом, одна из функций синергид у *S. carnolica* связана с перемещением содержимого пыльцевой трубки в полость зародышевого мешка. В ядре яйцеклетки к этому времени видна хроматиновая сеточка и ядрышко. Полярные ядра сливаются. Если они не успели еще слиться, то значительно изме-

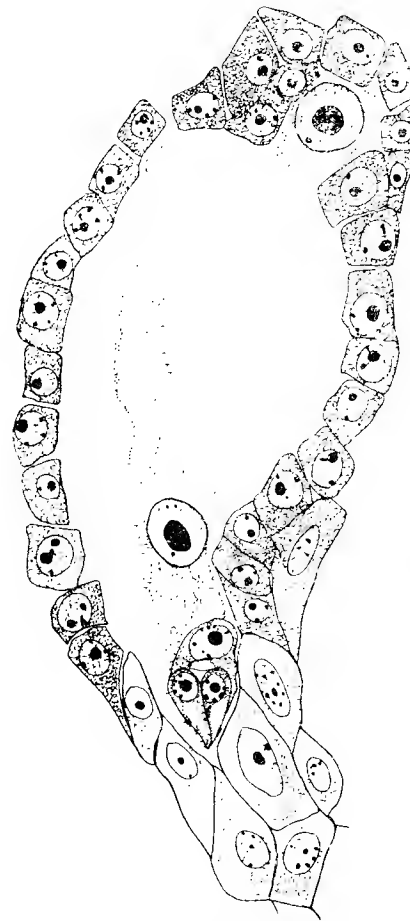


Рис. 6. Обращенный зародышевый мешок *Scopolia carnolica*. (Увел. 900).

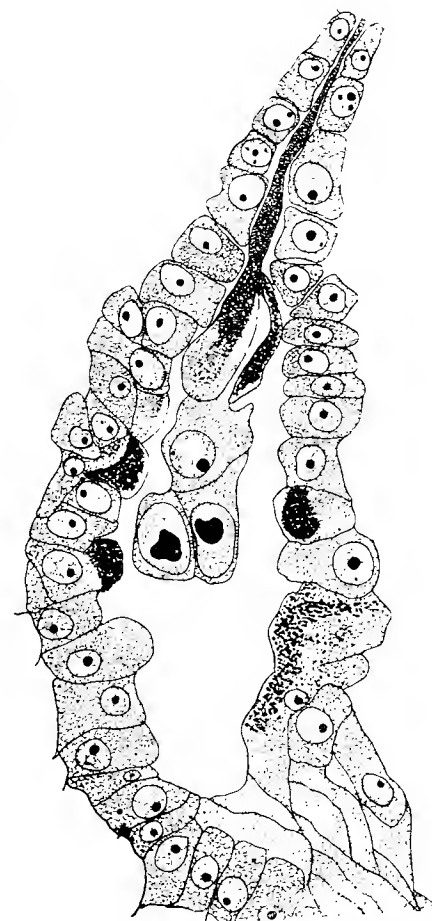


Рис. 7. Зародышевый мешок *Scopolia carnolica* после прорастания внутрь его пыльцевой трубки.

няется форма их ядрышек — они становятся менее округлыми (рис. 7). Образовавшееся центральное ядро сливается затем со спермием. На рис. 8 представлен зародышевый мешок после прорастания внутрь него пыльцевой трубки. Кончик последней внедрился в одну из синергид, вторая к этому времени полностью дегенерировала. Возле яйцеклетки лежит спермий. На препарате видно, что он еще не проник в плазму яйцеклетки, а лежит на ее поверхности. Второй спермий движется по направлению к центральной клетке зародышевого мешка. Последняя содержит крупное ядро с большим ядрышком и располагается под яйцеклеткой. Несмотря на то что один из спермиев приближается к яйцеклетке раньше, чем второй к центральной клетке зародышевого мешка, в дальнейшем развитие происходит быстрее в первичном ядре эндосперма. На рис. 9 изображен зародышевый мешок также после излияния содержимого пыльцевой трубки. В плазме яйцеклетки отчетливо виден спермий. Что касается первичного ядра эндосперма, то оно поделилось и образовало 4 ядра (три из которых попали на другой срез, см. рис. 9).

Таким образом, уже с момента сингамии в зародышевом мешке наблюдается различное поведение половых элементов, связанное с неодновременным слиянием спермиев с яйцеклеткой и центральной клеткой зародышевого мешка. Первичное ядро

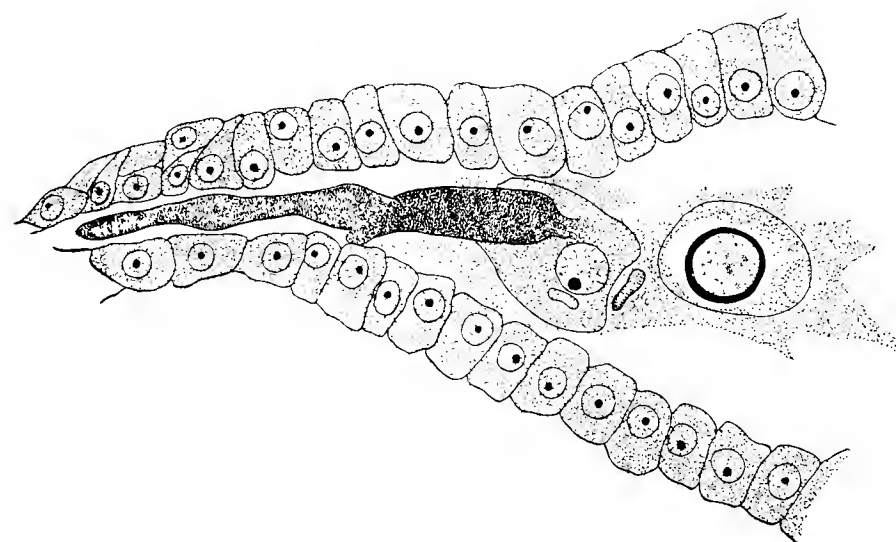


Рис. 8. Спермии в зародышевом мешке. (Ув. 900).

Виды пыльцевая трубка, внедрившаяся в синергиду (второй дегенерировавшая), яйцеклетка, центральная клетка зародышевого мешка и два спермия.

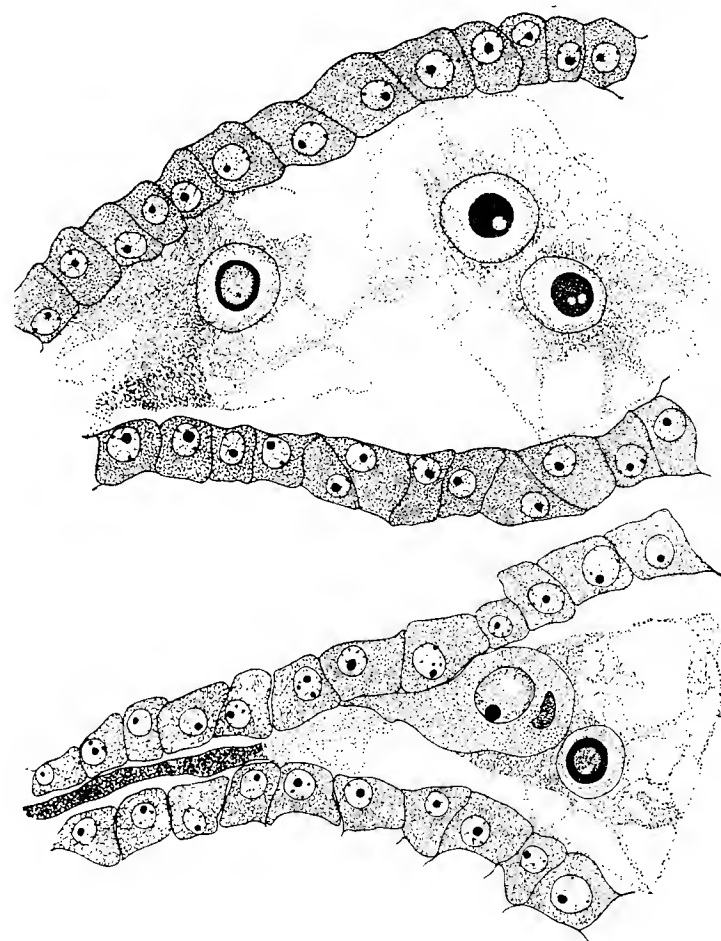


Рис. 9. Зародышевый мешок с развивающимся эндоспермом. (Ув. 900).

Виды: пыльцевая трубка в микропиле, яйцеклетка с лежащим на ее поверхности спермием и три в левом срезе и три в правом срезе).

Эндосперма сразу начинает активно делиться, а яйцеклетка проходит особый этап так называемого «покоя». По-видимому, термин «покой» мало соответствует тем процессам, которые в этот период протекают в ней. За это время яйцеклетка, не приступая к делению, значительно увеличивается в размерах. Начало деления зиготы — есть новый качественный этап, знаменующий начало формирования зародыша с присущей ему структурой. Разница в темпах развития зародыша и эндосперма, по данным Н. И. Презента (1954), объясняется тем, что эндосперм «служит» развитию зародыша и потому он бурно развивается до того момента, пока не становится готовым для использования его зародышем» (стр. 74). Поскольку эндосперм образовался также путем слияния гамет, он в свою очередь обладает определенной противоречивостью, являющейся добавочным источником в создании жизнеспособности развивающегося организма.

Подобно большинству представителей семейства *Solanaceae* у *S. carniolica* эндосперм цитотарного типа (Schmarf, 1927). На первых этапах развития наблюдаются не полностью сформированные стенки клеток, в центре которых располагается ядро. От последнего в виде лучей отходят много-

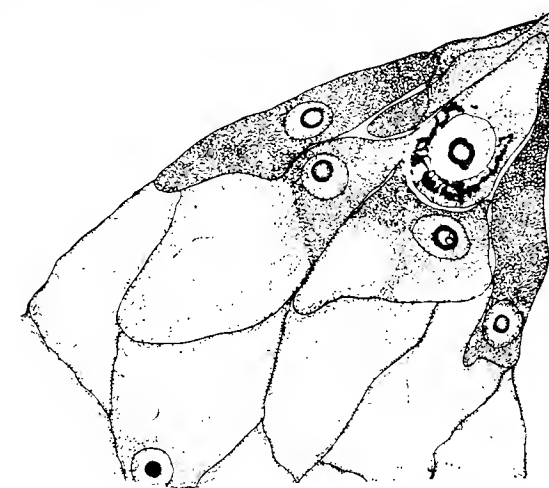


Рис. 10. Зигота и клетки эндосперма.

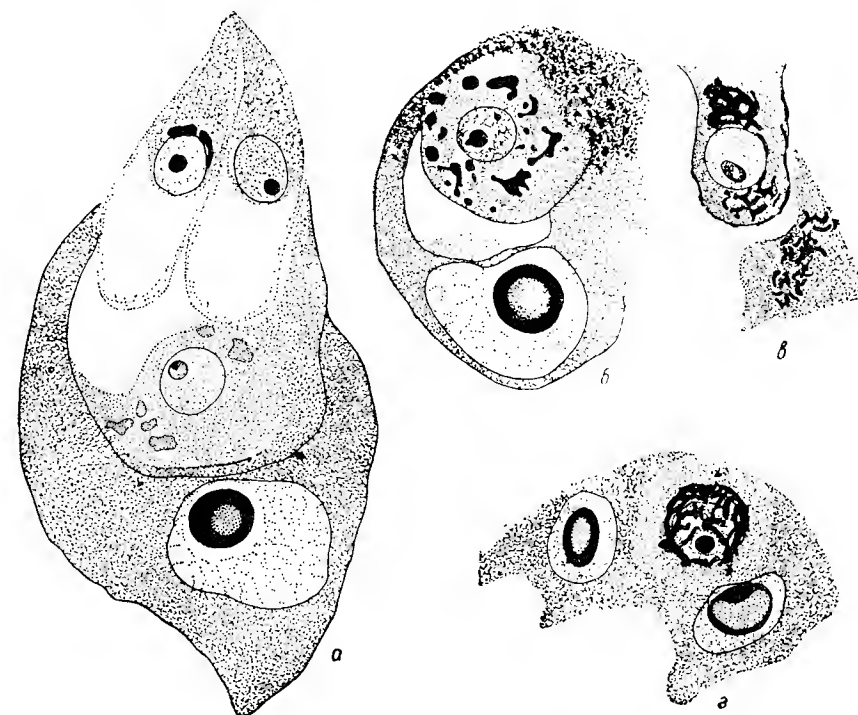


Рис. 11. Различные стадии накопления веществ в зиготе. (Ув. 900).

а, б — яйцеклетка и центральная клетка зародышевого мешка до оплодотворения; в — то же после оплодотворения. В первичном ядре зародышевого мешка идет митотическое деление; г — зигота и две клетки эндосперма.

численные тяжки цитоплазмы. В этот период между микропилярным и халазальным эндоспермом не видны какие-либо морфологические различия.

Через 4 суток после опыления в зародышевом мешке насчитывается 6 и более клеток эндосперма. До начала деления зиготы эндосперм дифференцируется и его можно по структуре разделить на три зоны (рис. 10). К первой относится часть клеток, расположенных в микропиларном конце и прилегающих по бокам к зиготе. Эти клетки отличаются густым содержимым и значительной длиной. Несколько ниже располагаются клетки, также прилегающие к зиготе промежуточного типа. Верхняя часть клетки содержит густое протоплазматическое содержимое, а нижняя ее часть — большую или ряд мелких вакуолей лишь с отдельными тяжами плазмы. Ядро в таких клетках, как правило, располагается в участке с густым протоплазматическим содержанием. Еще ниже идет основная масса эндосперма, которая представлена многочисленными клетками с прозрачным содержимым. Различие в структуре эндосперма объясняется неодновременным развитием его частей. Интенсивное развитие в области микропиле связано, по-видимому, с более активным притоком питательных веществ к данному участку.

Подобное различие в структуре разных участков эндосперма Свенсон (Svensson, 1926) отмечает у белены, а О. П. Рыбченко (1959) — у томатов.

В противоположность эндосперму зигота длительное время не приступает к делению. Подобная задержка в сем. *Solanaceae* свойственна и другим видам (Кахидзе, 1954). Однако наряду с этим в зиготе происходят значительные изменения, связанные с накоплением в ней веществ, при- ро а которых еще не выяснена (рис. 11, а—г). Подобные образования обычно обнаруживаются после опыления, но еще до оплодотворения. На вторые сутки после опыления в плазме яйцеклетки содержатся небольшое количество глыбок, располагающихся на некотором расстоянии от ядра. По методике Модилевского они интенсивно окрашиваются основным фуксином, но слабее, чем подобные же образования на 4-е сутки после опыления, количество которых значительно возрастает. Довольно трудно установить определенную закономерность локализации их в яйцеклетке. Они обнаруживаются то в плазме, окружающей ядро яйцеклетки, то перемещаются значительно ближе к нему и даже располагаются на поверхности ядра. Изучая их размещение, мы параллельно обращали внимание на

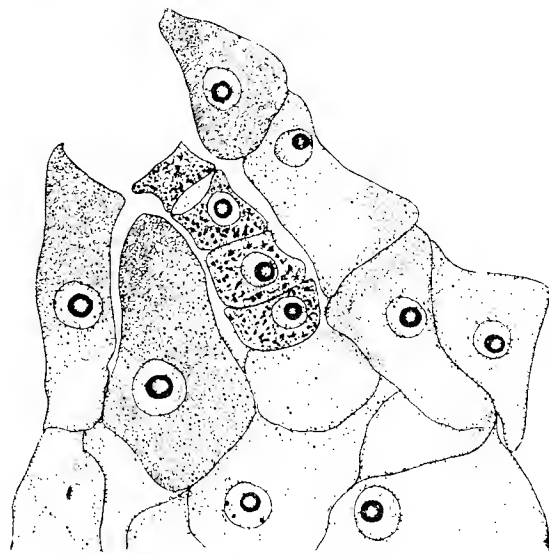


Рис. 12. Зародыш и эндосперм. (Увел. 900).

состояние центральной клетки зародышевого мешка. На рис. 11, а, б видна яйцеклетка, в плазме которой располагаются многочисленные глыбки разнообразной величины и формы. Полярные ядра слились, образовав крупное центральное ядро зародышевого мешка. На рис. 11, в расположение глыбок в яйцеклетке изменилось. Они находятся возле ядра, располагаясь книзу иверху от него. Что касается первичного ядра эндосперма, то в нем идет митотическое деление. На рис. 11, г в зиготе глыбки переместились и лежат непосредственно на ядре, форма их изменилась и они несколько напоминают хромозомы.

Эти образования сохраняются и на более поздних стадиях развития. Благодаря им легко отличить зиготу от окружающих ее ядер эндосперма. Накопление подобных образований свойственно и другим представителям семейства *Solanaceae* (Модилевский, 1953; Кахидзе, 1954; Рыбченко, 1959). Кахидзе проводила цитохимический анализ, с помощью которого удалось установить, что эти образования обнаруживают ясно выраженную базофилию, отрицательную нуклеальную реакцию по Фельгену и положительную на РНК. Так как они наблюдаются в течение длительного периода, то, по-видимому, играют существенную роль в формировании зиготы, а затем и зародыша. Накопление их до оплодотворения, но после опыления подтверждает точку зрения Я. С. Модилевского (1953) о том, что деление полового процесса на опыление и оплодотворение чисто условно, так как уже с момента прорастания пыльника на рыльце начинается сложный физиологический процесс, влияющий через обмен веществ на характер процессов в зародышевом мешке.

Деление зиготы у скополии карнолийской происходит на 8—10-е сутки после опыления. Дальнейшее развитие зародыша идет по обычному типу, свойственному большинству представителей сем. *Solanaceae*. Клетки зародыша содержат большое количество глыбок, которые часто маскируют ядро (рис. 12).

## Выводы

1. *Scopolia carniolica* — растение раннего весеннего периода. Массовое цветение ее происходит с 10 по 20 апреля. Цветки у этого вида двух типов, существование которых обусловлено варьированием длины тычиночных нитей и столбика. Пыльца в пределах одного цветка созревает неодновременно. При изучении биологии цветения данного вида отмечались многочисленные отклонения, связанные с колебанием числа тычинок, завязей и характером раскрытия пыльников.

2. Микроскопические исследования *S. carniolica* показали, что эмбриологическое развитие данного вида идет по типу, свойственному большинству представителей сем. *Solanaceae*. Элементы генеративных систем формируются в предшествующий вегетационный период. Пыльца двуклеточная, деление генеративной клетки происходит в пыльцевой трубке. В женском гаметофите археспориальная клетка делится и образует 4 макроспоры, три из которых отмирают, а из нижней развивается 8-й ядерный зародышевый мешок. Оплодотворение у данного вида происходит между 45 и 50 часами после опыления.

3. При формировании женского гаметофита отмечен ряд отклонений, которые выражаются в недоразвитии покровов и формировании обращенных зародышевых мешков. Наиболее варьирующим эмбриологическим признаком является число залагающихся археспориальных клеток, однако в дальнейшем дополнительные клетки не развиваются и отмирают.

## Литература

- Бейлис Р. А. (1936). Цитолого-эмбриологические исследования картопли в звязку з стерильністю. Журн. Інст. бот. АН УССР, 10. — Кахидзе Н. Т. (1954). Изменение элементов зародышевого мешка при оплодотворении у томатов. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Колесников А. П. и А. С. Коверга. (1944). Ценные лекарственные растения Кавказа: скополия кавказская, валерьяна колхидская, наперстянка ржавчатая. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 10. — Крейер Г. К. (1950). Новый вид рода скополия. Бот. матер. гербар. Бот. инст. АН СССР, 12. — Модилевский Я. С. (1953). Эмбриология покрытосемянных растений. — Презент Н. И. (1954). Двойное оплодотворение и жизнеспособность. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Рыбченко О. П. (1959). Цито-эмбриологическое развитие партепокарпических плодов у томатов. Диссерт. Инст. бот. АН УССР, Киев. — Семенова М. Н. (1955). Скополия и ее народохозяйственное значение. Автореф. диссерт., Л. — Чопик В. І. (1957) Флора і рослинність західної частини Українських Карпат та їх народногосподарське значення. Диссерт. Інст. бот. АН УССР, Київ. — Dahlgren V. D. (1915). Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und der Samenanlagen bei einigen Angiospermen. Svensk. Bot. Tidskr., 9. — Engler A. (1897). Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV. — Haberlandt G. (1922). Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie. Sitzungsberichte der preuss. Akad. Wissensch., 25, 1. — Samuelsson G. (1913). Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicorues-typen. Svensk. Bot. Tidskr., 7, 2. — Schenck K. (1927). Embryologie der Angiospermen. Handbuch d. Pflanzenanatomie, II Abt., 2, Teil, Archegoniaten. — Svensson H. G. (1926). Zytologische-embriologische Solanaceenstudien. I. Über die Sammentwicklung von *Hyoscyamus niger* L. Svensk. Bot. Tidskr., 20, 3.

Институт ботаники  
Академии наук УССР,  
Киев.

(Получено 3 II 1962).

Д. Б. Архангельский

## НЕКОТОРЫЕ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О ЯВЛЕНИИ НИТРОГРЕССИВНОЙ ГИБРИЗАЦИИ

С 2 таблицами рисунков

Наблюдаемая в природе массовая гибридизация видов, сопровождающаяся широким географическим распространением гибридов, связанным с историей флоры, названа нитрогрессивной гибридизацией (Бобров, 1944, 1961; Anderson, 1949, 1953).

В работах Е. Г. Боброва гибридизация рассматривается в географическом аспекте, причем им было показано, что гибридизация охватывает не отдельные пары видов, а при определенных условиях многие их десятки. Бобров высказал предположение, что в полосе контакта определенных флор имеется большое число форм (и даже рас) гибридного происхождения, которые занимают обширные территории.

Количество деформированных пыльцевых зерен  
и их размер

Название растения и место сбора	Нормально развитые зерна			Деформированные зерна			% де- форми- рован- ных зерен
	размеры в микронах		тол- щина экзины	размеры в микронах		тол- щина экзины	
	длина	ширина		длина	ширина		
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.							
Зап. Европа, А. Браун, 1830 . . . . .	139.5	75—90	4.5	90—100	50—60	6	5
Юж. Норвегия, окр. города Осло, Д. Драйинг, 17 V 1894 . . . . .	126.0	75—90	4.5	90—95	50—60	6	5
Карпаты, окр. Ясени, Л. А. Куприянова, 14 V 1960 . . . . .	121.5—125.4	79.8	3.8—4	100—110	60—70	5—6	17
Ленинградская обл., Ст. Петергоф, д. Сергиевка, О. Ф. Газе, 21 V 1927 . . . . .	130.5	85.5—90	4.5	110—120	70—80	6	16
Вологодская обл., окр. г. Вологды, А. П. Шен- ников, 24 V 1919 . . . . .	135.0	90—94.5	4.5	70—80	80—90	6	24
<i>Picea obovata</i> Ldb.							
Южный Урал, Башкирия, К. П. Игошина, 20 IV 1955 . . . . .	112.5—116	82.5	4.5	70	80	6	25
Окр. г. Томска, д. Кута- шево, А. П. Кокусова, 6 VI 1952 . . . . .	108—110	82.5	4.5	85	75	6	2
Амурская обл., бассейн р. Зей, К. П. Максимо- вич, 12 V 1885 . . . . .	101.5	82.5	4.5	90—100	70	6	4
Хабаровский край, р. Го- рин . . . . .	127	81	4.5	115	70	6	15
<i>Tilia cordata</i> Mill.							
Карпаты, Волынская обл., П. П. Косец, 14 VII 1949 . . . . .	36—40.5	—	2.5—3	30	—	4	23
Карпаты, Раховский окр., Н. П. Косец, 30 VI 1950 . . . . .	36	—	2.5—3	31.5	—	4	24
Вологодская обл., Кадни- ковский р-н, Межанов, 1856 . . . . .	27—36	—	2.5	25—29	—	3	35
Юж. Урал, окр. г. Массса, Л. Н. Тюлина, 9 VII 1927 . . . . .	31.5—36	—	2.5—3	22.5—27	—	4	16
Юж. Урал, Башкирия, К. П. Игошина, 24 VII 1940 . . . . .	36—40.5	—	2.5—3	31.5	—	4	13
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.							
Нижегородская губерния, Д. С. Аверкиев, П. А. По- кровский, А. А. Дмит- риева, 14 V 1927 . . . . .	36	—	4—5	31.5	—	3	13
Р-н г. Казани, С. П. Бор- жисский, 2 V 1885 . . . . .	40.5	—	4—5	31.5	—	3	36
<i>Rosa cinnamomea</i> L.							
Б. Симбирский у., С. П. Ле- бедев, 24 VI 1899 . . . . .	22.5	—	2	27	—	3	14

(продолжение)

Название растения и место сбора	Нормально развитые зерна			Деформированные зерна			де- форми- рован- ных зерен
	размеры в микронах		тол- щина эскины	размеры в микронах		тол- щина эскины	
	длина	ширина		длина	ширина		
<i>Primula veris</i> L.							
Окр. г. Казани, Т. А. Ку- приянова, 19 V 1943 . . . . .	22,5—27	—	2—2,3	19—20	—	3—3,5	6
Окр. г. Арзамас, Агеевко Б. Нижегородск. губ., Ты- совский у., д. Соснов- ка, А. А. Дмитриева, 28 VI 1927. . . . .	18—22,5	—	2	13,5	—	3	14
	22,5		2	13,5	—	3	17
<i>Primula sibirica</i> Jacq.							
Б. Архангельская губ., Богуслов, 1844 . . . . .	18		2	13,5	—	3,5	13
Б. Архангельская губ., устье р. Сев. Двины, о-в Ягры, Р. Поле, 18 VII 1909 . . . . .	18	—	2	13,5	—	3	15

Изучение гибридных процессов с палинологической точки зрения может оказать существенную помощь при определении природы того или другого растения.

В ранних работах (Dutrochet, 1832; Gaertner, 1849) о стерильности гибридных растений указывалось, что одним из наиболее важных признаков гибрида является неполноценная, деформированная пыльца. Деформация пыльцевых зерен проявляется прежде всего в уменьшении объема их клеточного содержимого или в полном его отсутствии, что приводит к изменению формы и размеров пыльников. Изменение формы выражается часто в удлинении пыльцевого зерна, когда оболочка срастается по бороздам и образует складки. Часто наблюдается некоторое утолщение слоев оболочки и не получение полного развития апертуры: уменьшаются их размеры, число, изменяются очертания. У пыльцевых зерен гибридных хвойных воздушные мешки часто бывают недоразвиты. Скульптура зерен становится иногда слабо заметной или вообще не развивается. По присутствию таких зерен можно определить гибридное происхождение растений.

Существует сравнительно большое число работ, в которых имеются описания гибридных форм, установленных по их пыльце. В некоторых случаях приводятся результаты подсчета деформированных зерен для целого ряда видов (Forsyth, 1916; Hoar, 1916; Standish, 1916; Cole, 1917; Горлягин, 1920; Сукачев, 1940; Dillenmann, 1950; Куприянова, 1953, 1958; Pousques, 1953; Сашро, 1955; Харадзе, 1958; Бобров, 1961).

Здесь уместно обратить внимание на забытую работу И. Ф. Шмальгаузена «О растительных помесях». Наблюдения из петербургской флоры, опубликованную в 1874 г. Эта работа представляет особый интерес, так как в ней впервые в отечественной литературе сообщается о результатах изучения естественных гибридов; при этом устанавливается свыше пятидесяти гибридных форм, у которых подсчитаны деформированные зерна. Автор дает их описания и рисунки.

Е. Р. Бобров предложил мне изучить пыльцу *Picea abies* (L.) Karst. и *P. obovata* Ldb. и дать палинологическую характеристику гибридности или в эрратической области. Кроме того, были рассмотрены препараты пыльцы *Tilia cordata* Mill., *Primula veris* L., *P. sibirica* Jacq., *Rosa cinnamomea* L. и *Pulsatilla patens* (L.) Mill. из некоторых районов европейской части СССР. На возможность гибридного происхождения растений этих видов в области эрратики также указывается в работах Боброва.

Полученные цифровые данные по анализу пыльцы у растений указанных видов представлены на таблице. Изучение пыльцы дало возможность установить некоторые морфологические изменения ее под влиянием гибридизации.

Изучение и сравнение пыльцевых зерен у *Picea abies* (L.) Karst. (табл. I, 1—4) и *P. obovata* Ldb. (табл. II, 1—6) из нескольких пунктов их ареалов показало, что в каждом из них эти виды имеют некоторый процент деформированных зерен, причем деформация зерен в большинстве случаев одинаковая. Деформированная пыльца имеет неполное клеточное содержимое, что приводит к резкому изменению формы зерна (табл. I, 3—4, табл. II, 4—8). В отличие от нормальных зерен удлиненно-овальной формы, деформированные бывают обычно округлотрехугольными. Экзина



пита, как правило, несколько утолщенная. Борозда выражена слабо или отсутствует. Воздушные мешки маленькие, зачаточные, грушевидные или очень крупные в случае уменьшения размера оболочки зерна. Скульптура оболочки и воздушных мешков слабо выражена. Если воздушные мешки увеличенные и представляют большую часть зерна, то скульптура их крупная.

Процент деформированных зерен у ели из эрратической области сравнительно невелик и достигает 24—25% (см. таблицу). Деформация пыльца у *Picea abies* (L.) Karst. (табл. 1, 3, 4), собранной на Карпатах, объясняется, по-видимому, относительно высокогорными условиями ее произрастания (материал был собран на границе альпийской зоны). Представляет интерес большое количество деформированных зерен у *Picea obovata* Ldb. из района низовья р. Амур (Хабаровский край, р. Горин), что, возможно, является следствием ее гибридного контакта с дальневосточными елями.

Пыльца липы (*Tilia cordata* Mill.) была изучена нами из районов Карпат, Вологды и Урала. Липа, некогда представленная в Европе одним видом, по мнению Боброва (1944), в четвертичное время попала в Западной Европе и у нас в Приуралье в условия изоляции. Он предполагает также, что сравнительно-морфологическое исследование липы из этих районов даст возможность различать их. По его мнению, липа, описанная Ф. Н. Рупрехтом (*Tilia septentrionalis* Rupr.), представляет обычную липу нашего севера, возникшую путем гибридного смешения лип Западной Европы и Приуралья в результате их встречных миграций при восстановлении прежнего ареала. Наибольшее количество деформированных зерен (35%) обнаружено у липы, происходящей из эрратической области. Изученный образец происходил из района г. Вологды, т. е. из района, откуда липа была описана Рупрехтом.

Деформация пыльцы у липы связана с уменьшением клеточного содержимого или полным его отсутствием и проявляется в изменении формы в результате смятия оболочки. Размеры зерна и число пор уменьшаются. Слой экзины часто утолщенный.

Анализ пыльцы у других растений, интрогрессивную гибридизацию которых предполагает Е. Г. Бобров, — *Primula veris* L., *P. sibirica* Jacq., *Rosa cinnamomea* L. и *Pulsatilla patens* (L.) Mill. — показал сравнительно небольшое количество деформированных зерен. Однако их наличие указывает на гибридное происхождение. Деформация пыльцевых зерен названных растений проявляется в уменьшении их клеточного содержимого; наряду с уменьшением размеров и изменением формы зерна становятся удлинненными и несколько сплюснутыми. Поры часто слабо заметны. Скульптура у деформированных зерен слабо выражена.

Ограниченность имевшегося в нашем распоряжении материала пока не позволяет сделать окончательного вывода о массовости явления гибридизации и широте распространения гибридных форм у рассмотренных видов. Поэтому результаты нашей работы следует рассматривать как первый этап изучения интрогрессивной гибридизации в палинологическом аспекте.

Определение гибридных форм по пыльце и дальнейшее изучение влияния гибридизации на морфологию пыльцы позволит выявить разнообразие форм пыльцевых зерен у гибридов. Более детальные палинологические исследования явления интрогрессивной гибридизации дадут возможность установить многообразие и границы распространения гибридных форм.

Выражаю искреннюю благодарность Е. Г. Боброву и Л. А. Куприяновой за руководство работой и ценные указания по ходу ее выполнения.

#### Л и т е р а т у р а

- Бобров Е. Г. (1944). Об особенностях флоры эрратической области (одни из путей формирования). Сов. бот., 2. — Бобров Е. Г. (1961). Интрогрессивная гибридизация во флоре байкальской Сибири. Бот. журн., 3. — Гордягин А. Я. (1920). Наблюдения над изменчивостью *Anemone patens* L. Тр. Общ. естествоиспыт. при Казанск. ун-в., 59, 5. — Кондратьев Е. М. (1958). Про природу Карпатской Яллы. Допов. АН УРСР, 7. — Куприянова Л. А. (1953). Род *Panzeria* Moench и его виды. Бот. матер. Герб. Бот. инст. АН СССР, XV. — Куприянова Л. А. (1958). Палинологические данные к систематике рода *Alnus* s. l. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 12. — Попов М. Г. (1927). Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные явления в природе. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XVII, 1. — Сукачев В. Н. (1940). О полиморфизме и аномии у видов рода *Adenophora* Fisch. Бот. журн., 4—5. — Харадзе А. Л. (1958). Заметки о критических кавказских видах рода *Cirsium* Mill. Заметки по сист. и географ. раст. Инст. бот. АН Груз. ССР, 20. — Шмальгаузен П. Ф. (1874). О растительных помесях. Наблюдения из петербургской флоры. Диссер. — Anderson E. (1949). Introgressive hybridization. — Anderson E. (1953). Introgressive hybridization. Biol. Rev., 28, 3: 280—307. — Сэмюэл М. (1955). Quelques Pollens d'Hybrides d'Abietacees. Zeitschr. Forstgenetik, 4, 45: 123—126. — Cole R. D. (1917). Imperfection of Pollen and mutability in the Genus *Rosa*. Bot. Gaz., 63, 2: 110—123. — Dilleman G. (1930). Examen du pollen et la reconnaissance des hybrides naturelles. Bull. Soc. Bot. France, 97, 6: 98—99. — Durochet H. (1832). Sterility of hybrid Plants. Gard. Mag., 8: 500. — Forsaith C. C. (1916). Pollen sterility in relation to geographical distribution of some *Onagraceae*. Bot. Gaz., 626:

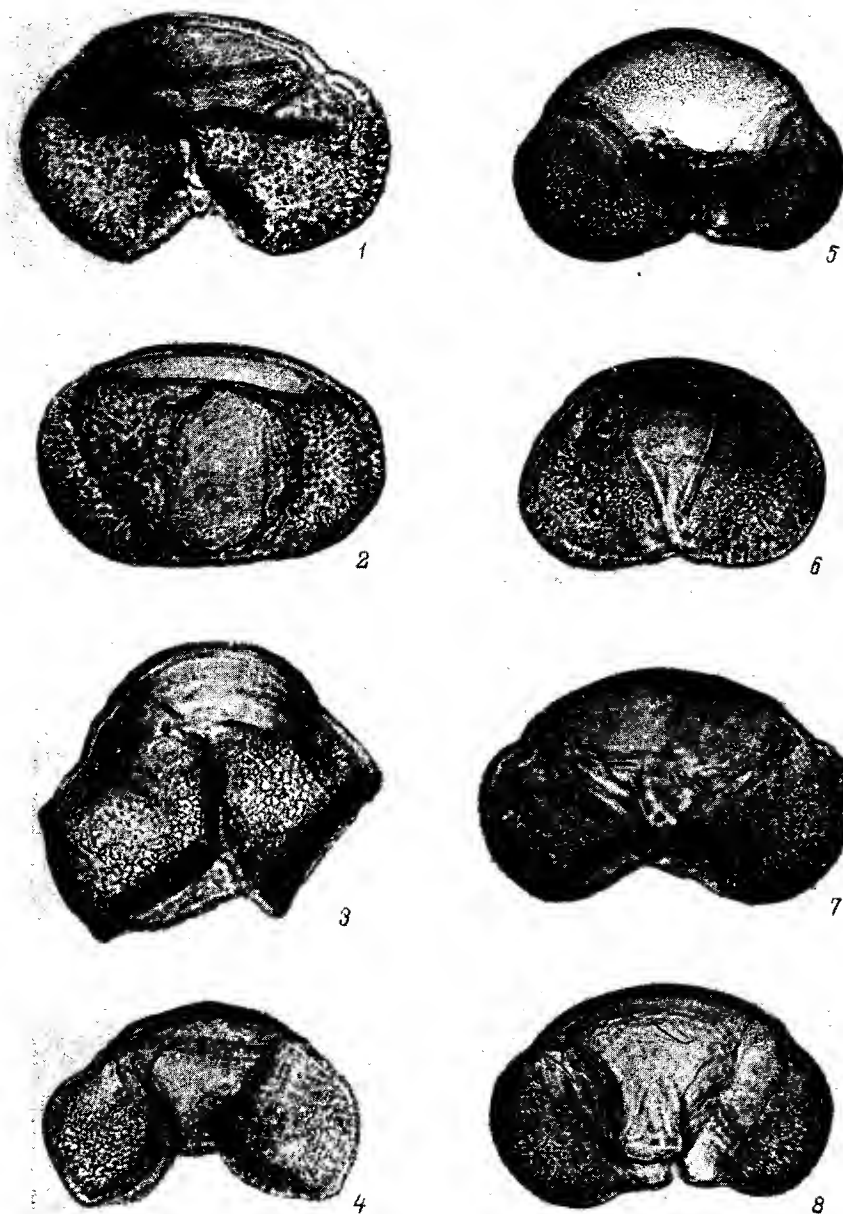


Таблица 1 (увел. 450).

1, 2 — типичные пыльцевые зерна *Picea abies* (L.) Karst. (Вологда), 3, 4 — пыльцевые зерна гибридной формы *P. abies* (L.) Karst. имеют сходство с типичными пыльцевыми зернами этого вида; деформация выражается в относительном увеличении воздушных мешков или уменьшении общего размера (Петергоф); 5—8 — типичные пыльцевые зерна *Picea montana* Schur. (Карпаты). Все пыльцевые зерна обработаны ацетоллизным методом; фотографирование производилось с помощью микроскопа МБП-6.

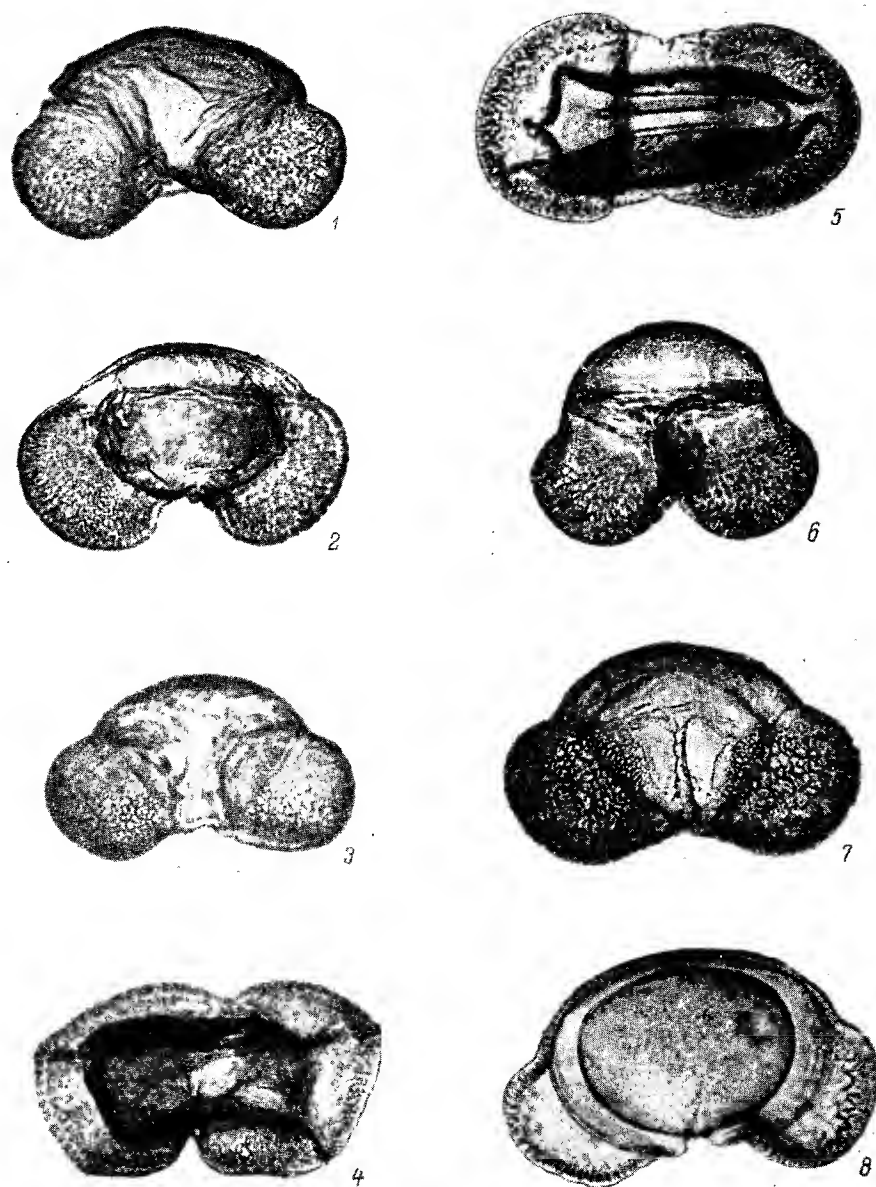


Таблица II (увел. 450).

1—3 — типичные пыльцевые зерна *Picea obovata* Ledeb.: 1 — Южный Урал; 2, 3 — Томск; 4—6 — гибридные формы *P. obovata* Ldb.: 4 — Южный Урал; 5 — Томск; 6 — Амурская область; 7, 8 — пыльцевые зерна, определенные как *Picea abies* Karst. из Норвегии, имеющие форму, характерную для пыльцевых зерен *P. obovata* Ldb. 8 — пыльцевое зерно фиксировано спиртом, остальные пыльцевые зерна обработаны ацетиловым методом, фотографирование производилось с помощью микроскопа МБИ-6.

466—487. — Gaertner C. F. (1849). Versuche und Beobachtungen über die Bastardzeugung im Pflanzenreich. — Hoar C. S. (1916). Sterility as the result of hybridization and the condition of Pollen in *Rubus*. Bot. Gaz., 62, 5: 370—388. — Pouques M. (1953). La différenciation de certains *Sorbus* par la pollen. Bull. Soc. Sci. Nancy, 12, 4. — Standish L. (1916). What is happening to the hawthorns? Journ. Heredity, 7: 266—279.

Ботанический институт  
им. В. И. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

(Получено 1 IX 1961).

Н. П. Гомолицкий

### PODOCARPOPHYLLUM — НОВЫЙ РОД ХВОЙНЫХ ИЗ ЮРСКИХ УГЛЕНОСНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ АНГРЕНА В СРЕДНЕЙ АЗИИ

С 2 таблицами рисунков

Среди ископаемых растений, собранных из юрских отложений Ангрена, встречаются многочисленные фрагменты и реже почти целые изолированные листья с одной срединной жилкой и часто с поперечной морщинистостью. Подобные листья относят в большинстве случаев к роду хвойных неопределенного систематического положения — *Pityophyllum*. Особый интерес к этим морфологически простым линейным листьям возник после того, как стало возможным приготовить из них препараты эпидермы и сравнить их с некоторыми представителями ископаемых и современных хвойных. Благодаря тому, что листья сравнительно узкие, а фитолемы в большинстве случаев хорошо сохранились оказалось возможным приготовить препараты во всю ширину небольшого участка листа. На многих препаратах эпидермы были обнаружены налипшие споры и пыльца, среди которых встречаются отдельные зерна представителей сем. *Podocarpaceae*. Препараты имеют соломенно-желтую окраску, причем устьичные полосы окрашены более интенсивно.

Строение эпидермы не позволяет отнести ангрениские листья к какому-либо известному роду, поэтому изучаемые листья мы выделяем в новый род *Podocarpophyllum* и сближаем его с семейством *Podocarpaceae* по наиболее надежному анатомическому признаку общности строения устьиц.

При описании эпидермы автор придерживался методики, предложенной С. Ф. Захаревичем (1954), несколько дополненной применительно к ископаемым растениям.

### Порядок CONIFERALES

#### Род *PODOCARPOPHYLLUM* GOMOLITZKY gen. nov.

Типичный вид — *Podocarpophyllum singulare* Gomolitzky sp. n. из среднеюрских отложений Ангрена.

Диагноз. Листья линейные, прямые или слегка изогнутые, изолированные. По середине листовой пластинки проходит одна достаточно широкая жилка, окаймленная двумя бороздками. Эпидерма верхняя и нижняя имеет различное строение. Стенки клеток прямые и волнистые. Устьица гаплохельного типа, расположены двумя полосами на нижней поверхности эпидермы. Устьица окружены 4—5 побочными клетками.

Обоснование выделения рода. Изучаемые остатки листьев по морфологическим признакам можно отнести к одному из видов рода *Pityophyllum* с неопределенным систематическим положением среди хвойных. Твердо установившегося взгляда на систематическое положение этого рода в настоящее время нет. Так, А. Н. Криштофович (1957) подобные листья относит к хвоевым типа широколистных форм *Neocalamites*. В. А. Вахрамеев (1958) сближает этот род с семейством *Pinaceae* на том основании, что им были описаны листья типа *Pityophyllum*, сидящие в пучках на укороченных побегах, как у современных сосновых. Строение эпидермы таких листьев остается неизученным.

При морфологическом сравнении ангрениских листьев можно обнаружить значительное сходство их с некоторыми современными и ископаемыми видами сем. *Podocarpaceae*, *Serpholotaxaceae*, *Taxaceae*, *Siadopityaceae*, *Pinaceae*, у которых достаточно широкие листовые пластинки с одной жилкой по середине. Из образцов некоторых имеющихся у нас представителей этих семейств были приготовлены препараты эпидермы, которые сравнивались с ангренискими ископаемыми. Ангрениские листья по анатомическому строению устьица ближе всего сходны с р. *Podocarpus* (*Podocarpaceae*), а по строению клеток эпидермальной ткани не отличимы от р. *Torreya* (*Taxaceae*). Эпидермы, очень похожие на ангрениские, описаны А. И. Кирпичевой (1960) с Южного Урала из среднеюрских отложений под названием *Elatocladus mesozoica* Kir. Кирпичева (1960) не приводит изображений этих листьев, но, судя по ее описанию и изображениям *Ela-*



*tocladus parvifolius* Flor., приведенным Флорином (Florin, 1958), с которыми она их сравнивает, южно-уральские и борнгольмские листья морфологически отличны от ангренских. Общим признаком для всех листьев является наличие одной жилки, расположенной по середине листовой пластинки. Ангренские листья гораздо шире (до 5 мм), а по длине примерно в 4.5 раза превосходят южноуральские и в 9 раз борнгольмские. Кроме того, анатомическое строение клеток эпидермы борнгольмских листьев отличается от ангренских, нет полного тождества и в строении устьиц. Морфологически ангренские листья напоминают *Elatocladus cephalotaxoides* Flor. Флорин выделяет этот вид только по морфологическим признакам (листья, сидящие супротивно на побеге) и почти не останавливается на их анатомическом строении. Он отмечает в описании вида *E. cephalotaxoides*, что подобные листья, встречающиеся изолированно только морфологически описываются как *Pityophyllum longifolium* Nath. Далее Флорин замечает, что еще Натгорст (Nathorst, 1878) указывал на огромное сходство листьев *P. longifolium* Nath. с современными представителями *Cephalotaxus*. К сожалению, ему не удалось изучить строение эпидермы *Elatocladus cephalotaxoides*. Но он отмечает, что этот вид имеет нежную кутикулу. Учитывая комплекс всех анатомических и морфологических признаков, ангренские листья нельзя отнести ни к одному из вышеуказанных родов. Ангренские листья нельзя отнести и к роду *Pityophyllum*, сближаемому с сем. *Pinaceae*, так как этому противоречит строение их эпидермальной ткани. От р. *Elatocladus* они отличаются тем, что неизвестно их расположение на побеге — признак существенный для вышеуказанного рода, а также и анатомическим строением.

Наличие пыльцы рода *Podocarpus*, по данным Ю. М. Кузичкиной, в Средней Азии известно уже из верхних горизонтов верхнего триаса (рэт Ташкунта, Гиссарский хребет). Отдельные виды пыльцы *Podocarpus* (*P. subrotundus* Naum.) входят в состав руковетных комплексов среднего и верхнего лямаса и средней юры Средней Азии. Целые комплексы пыльцы видов *Podocarpus* характеризуют нижние, средние и верхние юрские отложения Якутии, Западного Казахстана и Южного Урала (данные Н. А. Болховитиной, 1956). В Ангрене, как отмечает Кузичкина, пыльца р. *P. subrotundus* Naum. в ангренской свите составляет 1.4% от общего спорово-пыльцевого комплекса, где она встречается наряду с многочисленными остатками вышеописанных листьев. Остатки листьев *Podocarpus*, определенные до вида, известны только из третичных отложений Киевщины (Abich, 1858). Для более древних отложений (юра, мел) известны находки древесины, относимой к *Podocarpoxylo*. Значительное количество пыльцы р. *Podocarpus* и остатки древесины *Podocarpoxylo* свидетельствуют о том, что должны быть и остатки листьев хвойного из сем. *Podocarpaceae*.

Морфологические признаки ангренских листьев не позволяют даже установить к какому семейству они относятся, настолько похожи отдельные изолированные листья на листья целого ряда семейств хвойных. По анатомическим признакам — строению эпидермальной ткани — ангренские листья неотличимы от р. *Torreya* (*Taxaceae*), а в строении устьиц ближе всего к роду *Podocarpus* (*Podocarpaceae*). Строение устьиц — наиболее важный признак, но полного тождества с родом *Podocarpus* у описываемых листьев нет, поэтому мы выделяем ангренские листья в новый род *Podocarpophyllum*, сближаемый с сем. *Podocarpaceae*. Этот род, вероятно, является наиболее древним представителем сем. *Podocarpaceae* и показывает родство между семействами *Podocarpaceae* и *Taxaceae* на ранней стадии развития.

Время существования и географическое распространение. Среднеюрская эпоха, Ангрэн (Средняя Азия).

#### *Podocarpophyllum singulare* Gomolitzky sp. n.

табл. I, 1—4, табл. II, 1—5.

**Д и а г н о з.** Лист линейный прямой или слегка изогнутый. Листья изолированные с одной жилкой, расположенной по середине листовой пластинки. Ширина листа до 5 мм, длина более 8 см. Эпидерма верхняя и нижняя имеет различное строение. Клетки узкие, вытянутые, с прямыми и волнистыми стенками. Устьица гаплогельного типа, расположены двумя полосами на нижней поверхности эпидермы. В каждой полосе до шести рядов устьиц. Устьица окружены 4—5 побочными клетками.

**Т и п и ч н ы й э к з е м п л я р:** табл. I, 1. Средняя Азия, Ангрэн, ангренская свита.

**О п и с а н и е.** В коллекции из Ангрэна насчитывается более десятка штук с остатками описываемых листьев. На этих штуках преобладают листья этого растения и почти полностью отсутствуют остатки других. В ангренском материале редко сохраняются почти целые листья и не видно прикрепления листьев к побегу. Лист линейный, прямой или слегка изогнутый, саблевидный. Верхушка листа заострена, к основанию листа суживается. Ширина листа от 2 до 5 мм. Полная длина неизвестна, но она превышает 88 мм. По середине листовой пластинки проходит одна достаточно широкая жилка, окаймленная двумя бороздками. Листовая пластинка по обе стороны жилки покрыта очень тонкими и густо расположенными поперечными морщинками. На некоторых образцах морщинки параллельны главной жилке. Отдельные фитолеймы подверглись небольшому метаморфизму от выгорания угля и приобрели более светлую окраску и блеск. Такой метаморфизм придает этим фитолеймам некоторую прочность.

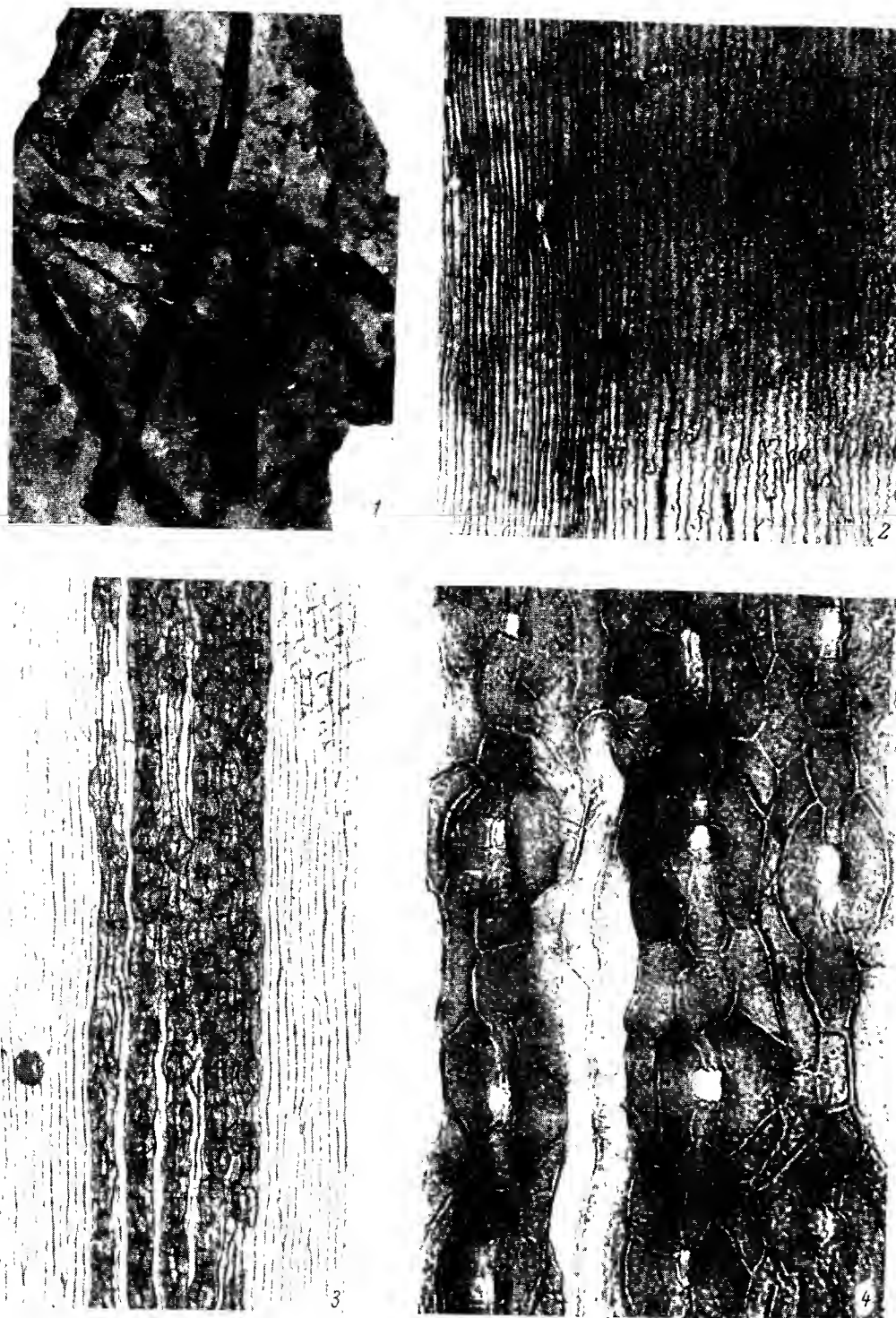


Таблица I

#### *Podocarpophyllum singulare* Gom. sp. n. (Ангрэн).

1 — обрывки изолированных линейных листьев (натур. вел.); 2 — участок верхней эпидермы с прямыми и волнистыми стенками клеток, препарат 110 (увел. 80); 3 — участок нижней эпидермы с полой устьиц, препарат 113 (увел. 80); 4 — то же (увел. 400).

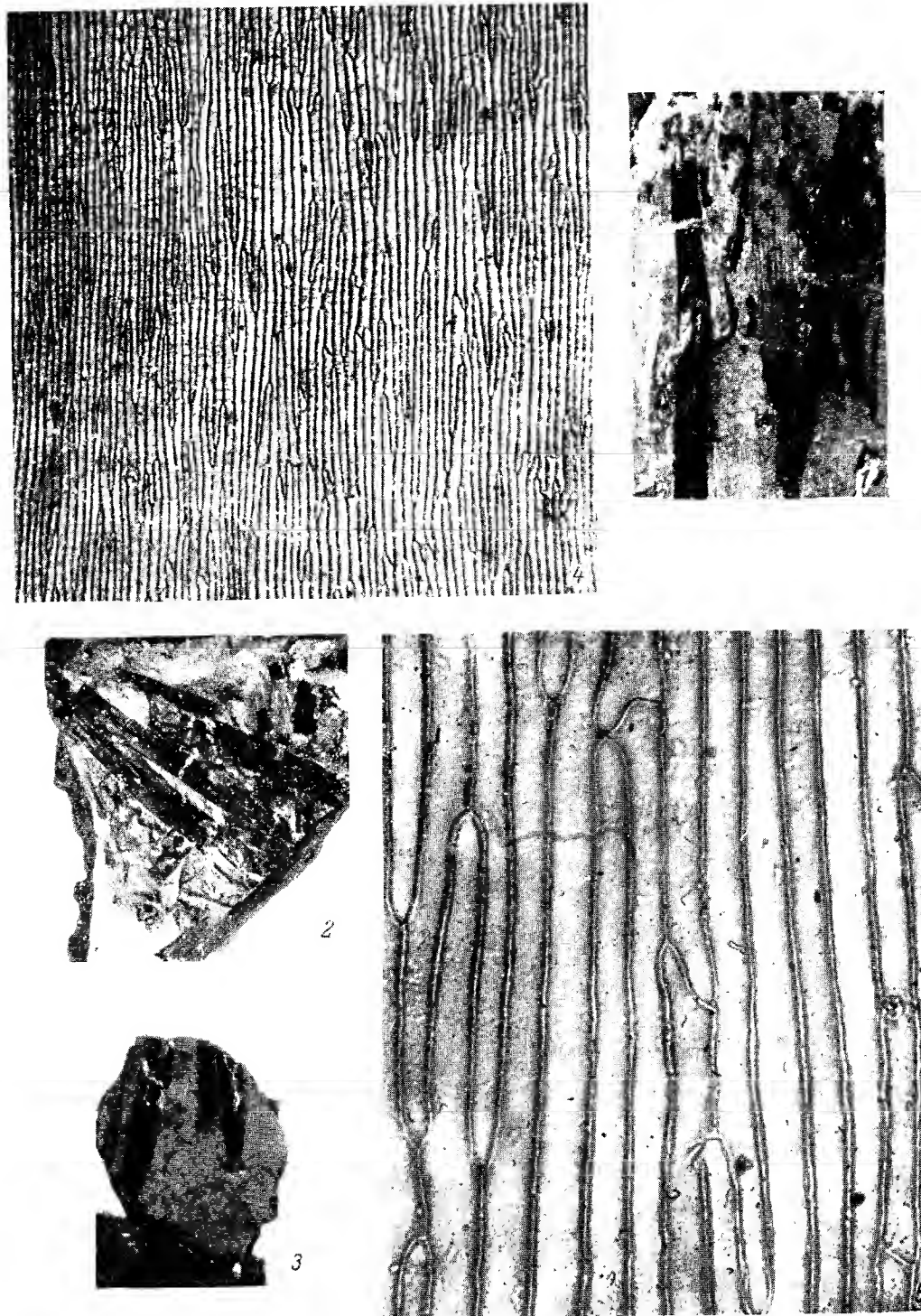


Таблица II

*Podocarpophyllum singulare* Gom. sp. n. (Ангрен).

1—3 — обрывки ископаемых линейных листьев (натур. вел.); 4 — участок верхней эпидермы, препарат 113 (увел. 80); 5 — то же (увел. 400).

Эпидерма описывается по препаратам 110 и 113, имеющим различия в очертании клеток. Верхняя и нижняя эпидермы имеют различное строение. На одной поверхности эпидермы устьица расположены двумя полосами, а на противоположной их нет. Допуская условность для ископаемых листьев, поверхность эпидермы без устьиц будем считать верхней, а противоположную с устьицами — нижней. Наиболее резкие различия в строении верхней и нижней эпидермы листа видны на препарате 110. На этом препарате стенки клеток нижней эпидермы прямые, а верхней — волнистые. На препарате 113 стенки эпидермальных клеток на обеих поверхностях одинаковые, прямые, но вместе с тем верхняя эпидерма более плотная, чем нижняя. Та и другая почти без морщин и складок смятия. При наличии покровной ткани во всю ширину листовой пластинки можно различить две полосы более узких и вместе с тем более длинных (препарат 113) клеток, по-видимому, противопоставленных проводящим пучкам. На верхней эпидерме (препарат 110) клетки, расположенные по середине и ближе к краю листовой пластинки, — с прямыми стенками, а промежуточные — с волнистыми стенками.

Углы в смежных границах чаще тупоокруглые, редко — острые. Размеры клеток по длинной оси в среднем  $232 \mu$ — $556 \mu$ , площадь  $4330$ — $12\,413 \mu^2$ . Строение клеток нижней эпидермы такое же, как и верхней, только эта эпидерма более тонкая и с менее отчетливыми границами между смежными клетками. По препарату 110, из-за худшей сохранности нижней эпидермы, трудно хорошо рассмотреть форму устьичной цели и количество побочных клеток. Устьица гаплохельного типа расположены двумя полосами. Полосы устьиц на препарате видны на свет даже простым глазом, ориентированы вдоль листа. В каждой полосе до шести рядов устьиц (препарат 113), местами их ряды расщепляются одним-двумя рядами более светлых клеток (табл. I, 3—4), составляющих основную массу эпидермальной ткани. Каждое устьице обычно окружено четырьмя побочными клетками, но их бывает и больше. Замыкающие клетки в большинстве случаев плохо заметны. Побочные клетки, как у многих современных хвойных, надвинуты над замыкающими и, соединившись между собой, образуют прямоугольник, в центре которого в некотором погружении расположены замыкающие клетки. Размер устьиц по длинной оси в среднем  $16 \mu$ .

С каждого штафа были приготовлены препараты эпидерм нескольких сближенных листьев, чтобы убедиться, что эти остатки с одного дерева или деревьев одного вида. Такие сравнения необходимы хотя бы для того, чтобы представить степень изменчивости эпидермального строения листьев у представителей одного вида. При сравнении препаратов эпидермы различных листьев можно видеть не только несоответствия в величине клеток в различных участках пластинки листа, но и небольшие отличия в их строении. По середине и у края листовой пластинки клетки обычно уже, чем в промежуточных участках. На некоторых препаратах видно, что клетки с волнистыми стенками занимают положение между краем и серединой листовой пластинки на верхней эпидерме. При первоначальном просмотре препаратов предполагалось, что листья с эпидермой, состоящей из клеток с волнистыми стенками, представляют самостоятельный вид, отличный от листьев с эпидермой из клеток с прямыми стенками. На табл. II, 3 фрагмент листа, с которого приготовлен препарат с волнистыми очертаниями стенок клеток, представляет основание листа; это видно по сужению листовой пластинки и незначительному расширению главной жилки, вероятно, переходящей далее в короткий черешок. Можно предположить, что на участках, близких к основанию и верхушке, у молодых листьев клетки с волнистыми стенками. Волнистость стенок у эпидермальных клеток, возможно, свидетельствует о более молодом их возрасте и недоразвитости. При росте листа клетки эпидермы, вероятно, растягивались и выпрямлялись. Так как у изучаемого хвойного листа достаточно узкие и линейные, то и более длинные стенки клеток параллельны краю листа. Клетки с волнистыми стенками более мелких размеров по сравнению с прямыми; их площадь в среднем  $4330 \mu^2$ , тогда как у последних —  $7101 \mu^2$ .

Обоснование видовой принадлежности. На нашем материале выделяется один вид *Podocarpophyllum singulare* Gom. sp. n. рода *Podocarpophyllum* только при наличии препаратов эпидерм. Морфологически новый вид не отличим от *Pityophyllum longifolium* Nath. Другим видом, принадлежащим к этому роду, вероятно, будет южно-уральское растение, описанное А. И. Киричковой (1960) как *Elatocladus mesozoica* очень близкое в анатомическом строении, но значительно отличающееся морфологически. Анатомическое изучение листьев типа *Pityophyllum* из других местонахождений позволит разгрузить этот формальный род.

Время существования и географическое распространение. Среднеюрская эпоха, Ангрен (Средняя Азия).

Местонахождение. Ангрен, верхняя подсвита, ангренинская свита, верхние уступы Угольного разреза (сборы Н. П. Гомолицкого).

## Литература

Болховитина Н. А. (1956). Атлас спор и пыльцы из юрских и нижнемеловых отложений Вилуйской впадины. Тр. Геолог. инст. АН СССР, 2. — Вакрамеев В. А. (1958). Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилуйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого про-

гиба. Региональная стратиграфия СССР, 3. — Захаревич С. Ф. (1954). К методике описания эпидермиса листа. Вестн. Лен. гос. ун-та, 4. — Кричкова А. И. (1960). Два новых вида растения из мезозойских отложений Восточного Урала. ДАН СССР, 131, 4. — Криштофович А. Н. (1957). Палеоботаника. Изд. 4-е. — Сьюорд А. Ч. (1907). Юрские растения Кавказа и Туркестана. Тр. Геол. ком., 38. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения. — Abich H. W. (1858). Beiträge zur Paläontologie des Asiatischen Russland. I. Tertiärversteinerungen aus der Umgebung der Aralsee. Mem. Acad. Sci., VI ser. Sci. mathem. et phys., 7 (9), St. Petersburg. — Florin R. (1958). On Jurassic Taxads and Conifers from North-Western Europe and Eastern Greenland. Acta Horti Bergiani, 17, 10. — Nathorst A. G. (1878). Beiträge zur fossilen Flora Schwedens.

Ботанический институт  
им. В. И. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

(Получено 2 I 1962).

И. И. Лященко

### АКТИВНОСТЬ КАТАЛАЗЫ У АЛЬБИНОСНЫХ РАСТЕНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА

Известно, что в растениях главная масса каталазы сосредоточена в хлорофиллоносных частях, и очень часто наблюдается корреляция между активностью каталазы и содержанием хлорофилла в зеленых частях растения. У альбиносных растений подсолнечника нарушен синтез хлорофилла. В связи с этим для нас особый интерес представляло изучение активности каталазы у альбиносных растений, позеленение альбиносных растений происходило в тех случаях, когда они выращивались в сосудах совместно с зелеными растениями подсолнечника (Лященко и Лященко, 1957). В данной статье приводятся данные об активности каталазы в отдельных частях растений — не полных альбиносов (у которых семядольные листочки зеленые, а все последующие настоящие листья белые) и полных (у них с первых дней жизни и семядольные листочки и настоящие листья имеют белую окраску). Контролем служили зеленые растения подсолнечника.

Активность каталазы мы исследовали путем определения подометрическим методом неизрасходованной  $H_2O_2$  (Ермаков, и др., 1952).

Результаты определения активности каталазы представлены в табл. 1

ТАБЛИЦА 1

Активность каталазы у альбиносных и зеленых растений подсолнечника (в мл N/200 раствора гипосульфита на 1 г сухого вещества). Возраст растений 15 дней

Части растения	Активность каталазы	Части растения	Активность каталазы
	Зеленый подсолнечник		Полный альбинос
1-я пара настоящих листьев . . . . .	6.38	Семядоли . . . . .	3.02
Семядоли . . . . .	0.80	Стебель . . . . .	0.78
Стебель . . . . .	0.28	Корень . . . . .	3.12
Корень . . . . .	0.34		Неполный альбинос
		Семядоли (зеленые) . . . . .	6.44
		Стебель . . . . .	0.45
		Корень . . . . .	3.62

У зеленого подсолнечника наибольшая каталазная активность наблюдается в настоящих листьях (6.38). В остальных частях растения (семядолях, стебле и корне) активность каталазы очень низка (соответственно 0.80, 0.28, 0.34). У неполного альбиноса с зелеными семядолями и белыми зачатками настоящих листьев того же возраста, что и зеленый подсолнечник, наибольшей каталазной активностью обладают семядоли. Величина каталазной активности в них такая же (6.44), как и в листьях зеленого растения.

Полный альбинос подсолнечника имеет довольно высокую активность каталазы в семядолях и корне (3.02 и 3.12), в стебле же активность ее очень низка (0.78).

Таким образом, в зеленых частях зеленого растения (листьях) и неполного альбиноса (семядолях) активность каталазы одинаково высока. Корень альбиносных растений, полных и неполных, обладает очень высокой каталазной активностью по сравнению с корнем зеленого растения. В стебле же как альбиносных, так и зеленых растений активность каталазы почти одинакова и очень низка.

Мы исследовали также полные и неполные альбиносы подсолнечника в процессе их постепенного позеленения. Данные по изменению активности каталазы в процессе позеленения полных альбиносов представлены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Изменение активности каталазы в процессе позеленения полных альбиносов подсолнечника (в мл N 200 раствора гипосульфита на 1 г сухого вещества)

Части растения	Активность каталазы
Альбинос, возраст 15 дней	
Семядоли . . . . .	3.02
Стебель . . . . .	0.78
Корень . . . . .	3.12
Альбинос со слабо позеленевшими семядолями, возраст 21 день	
Семядоли . . . . .	5.38
Стебель . . . . .	0.78
Корень . . . . .	3.22
Альбинос со значительно позеленевшими семядолями, возраст 53 дня	
Семядоли . . . . .	6.22
Стебель . . . . .	1.30
Корень . . . . .	2.52
Альбинос со значительно позеленевшими семядолями и немного позеленевшими настоящими листьями, возраст 70 дней	
1-я пара настоящих листьев . . . . .	4.81
Семядоли . . . . .	8.02
Стебель . . . . .	1.42
Корень . . . . .	1.00

Легкому позеленению семядолей полного альбиноса сопутствует лишь изменение каталазной активности у семядолей. Каталазная активность последних резко увеличивается, в 1.7 раза, становясь равной 5.38. В остальных частях такого растения изменений в активности не наблюдается.

Дальнейшее, более значительное позеленение семядолей полного альбиноса сопровождается уже изменениями каталазной активности во всех частях растения. В значительно позеленевших семядолях происходит дальнейшее увеличение каталазной активности, она становится равной 6.22. В стебле такого растения также наблюдается некоторое увеличение активности каталазы (1.30). В корне же наблюдается обратное явление — активность каталазы в нем уменьшается до 2.52.

В возрасте 70 дней, когда у полного альбиноса уже произошло значительное позеленение семядолей и образовалась первая пара настоящих листьев, которые также стали зеленеть, наблюдается следующее распределение активности каталазы в отдельных частях растения.

В семядолях происходит дальнейшее увеличение активности каталазы до 8.02, в стебле — до 1.42, а в корне — значительное уменьшение ее активности до 1.00. В слегка позеленевших листьях полного альбиноса величина активности каталазы равна 4.81.

Итак, у полного альбиноса процесс позеленения, т. е. образование и увеличение количества зеленых пигментов, сопровождается резким увеличением активности каталазы в зеленых частях растения при одновременном значительном уменьшении ее активности в корне растения.



Изменение активности каталазы в процессе позеленения неполных альбиносов отражено в табл. 3.

Наибольшей каталазной активностью (6,48) у неполного альбиноса в возрасте 25 дней обладают семядоли. В белых настоящих листьях и в корне каталазная активность одинакова (3,24 и 3,28). В стебле активность фермента резко снижена (0,46).

Слабое позеленение настоящих листьев альбиноса (по жилкам листа) сопровождается изменением активности каталазы во всех частях растения; в листьях она уве-

ТАБЛИЦА 3

Изменение активности каталазы в процессе позеленения неполных альбиносов подсолнечника (в мл X 200 раствора гиосульфата на 1 г сухого вещества)

Части растения	Активность каталазы
Альбинос, возраст 25 дней	
1-я пара настоящих листьев . . . . .	3,24
Семядоли . . . . .	6,48
Стебель . . . . .	0,46
Корень . . . . .	3,28
Альбинос с начавшимися зелеными настоящими листьями, возраст 71 день	
1-я пара настоящих листьев . . . . .	5,18
2-я » » » . . . . .	4,32
Семядоли . . . . .	3,12
Стебель . . . . .	0,51
Корень . . . . .	2,22
Альбинос, 1-я пара настоящих листьев значительно позеленела, 2-я и 3-я пары позеленели по жилкам листа, возраст 80 дней	
1-я пара настоящих листьев . . . . .	7,72
2-я » » » . . . . .	5,74
3-я » » » . . . . .	5,98
Семядоли . . . . .	2,60
Стебель . . . . .	0,60
Корень . . . . .	1,32
Альбинос с позеленевшими настоящими листьями; степень позеленения листьев уменьшается от 1-й пары к 3-й, возраст 85 дней	
1-я пара настоящих листьев . . . . .	8,02
2-я » » » . . . . .	7,06
3-я » » » . . . . .	7,80
Семядоли . . . . .	1,94
Стебель . . . . .	0,59
Корень . . . . .	0,90
Альбинос с сильно позеленевшими листьями, возраст 93 дня	
1-я пара настоящих листьев . . . . .	8,06
2-я » » » . . . . .	8,00
3-я » » » . . . . .	8,13
Семядоли . . . . .	1,52
Стебель . . . . .	0,64
Корень . . . . .	0,17

личивается (в 1-й паре до 5,18, во 2-й до 4,32), а в семядолях и корне резко уменьшается (соответственно до 3,12 и 2,22). В стебле активность каталазы остается прежней (0,51). Дальнейшее распространяющееся позеленение настоящих листьев неполного альбиноса приводит к еще большему выявлению наметившейся с начала позеленения закономерности в распределении каталазной активности между отдельными частями растения. Так, по мере позеленения настоящих листьев активность каталазы последовательно

увеличивается: в 1-й паре листьев до 7,72—8,02—8,06, во 2-й паре до 5,74—7,06—8,00, в 3-й паре до 5,98—7,80—8,13; в семядолях ферментативная активность уменьшается до 2,60—1,94—1,52, в корне также снижается до 1,32—0,90—0,17. В стебле на протяжении всего периода позеленения не наблюдается почти никаких изменений в активности каталазы.

Из всего сказанного можно заключить, что позеленение как полных, так и неполных альбиносов подсолнечника сопровождается резким увеличением активности каталазы. В зеленеющих частях растения — значительным уменьшением ее активности в корне и семядолях и не влечет за собой изменений ее активности в стебле.

Оказалось, что зеленые части альбиносов и зеленых растений обладают почти одинаковой каталазной активностью. Однако при позеленении частей альбиносового растения, ранее не имевших зеленого пигмента, активность каталазы в них подымалась до более высокого уровня, чем в соответствующих частях зеленого растения.

Активность каталазы в корне альбиноса, не начавшего зеленеть, намного (почти в 10 раз) выше, чем в корне зеленого растения. Позеленение же полных и неполных альбиносов сопровождается постепенным, по вполне определенным спадом каталазной активности в корнях этих растений. При очень сильном позеленении альбиносовых растений происходит почти полное уравнивание каталазной активности в их корнях с активностью каталазы в корнях зеленых растений.

В литературе имеются данные о корреляции между активностью каталазы и содержанием хлорофиллов в зеленых частях растений. В отношении зеленого растения подсолнечника результаты настоящей работы подтверждают существование этой корреляции. Так, уменьшение активности каталазы в направлении от листьев к корню зеленого подсолнечника связано с соответственным уменьшением содержания хлорофилла. Однако мы не можем прийти к такому выводу в отношении не начавших зеленеть полных и неполных альбиносов. Как говорилось ранее, в частях этих растений, полностью лишенных зеленого пигмента (в корнях, листьях и семядолях), мы обнаруживали высокую активность каталазы.

Очень характерно вели себя в наших исследованиях семядоли неполных альбиносов. До начала позеленения настоящих листьев семядоли являются единственным источником хлорофилла такого растения и активность каталазы в них очень высокая. Начало позеленения настоящих листьев неполных альбиносов сопровождается уменьшением в их семядолях количества хлорофилла и соответственно резким спадом их каталазной активности.

## Л и т е р а т у р а

Ермаков А. П., Арасимович В. В., М. И. Смирнова-Поконникова и П. К. Мурри. (1954). Методы биохимического исследования растений. — Лященко П. Ф., П. И. Лященко. (1957). Роль корневой системы в образовании хлорофилла. Физиолог. раст., 4. 6.

Научно-исследовательский  
биологический институт  
при Ростовском-на-Дону  
государственном университете.

(Получено 8 VI 1961).

А. П. Филлов

# НОВЫЕ ДАННЫЕ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И КЛАССИФИКАЦИИ АРБУЗОВ (*CITRULLUS* FORSK.)

С 4 рисунками

В современной литературе описаны следующие виды арбузов: *Citrullus vulgaris* Schrad. — арбуз обыкновенный столовый, *C. colocynthis* (Schwein.) Pang. — кормовой (Бахчеводство, 1959), *C. colocynthis* L. — дикорастущий, *C. naudianus* (Sond.) Hook. — арбуз Нодена (Engler, 1924), *C. ecirrhosus* Cogn. — безусиковый (Engler, 1924), *C. fistulosus* Stocks — пустотелый (Папгало, 1930), *C. ancestralis* Goldg. — африканский (Якуковский, 1950).

В результате изучения этих 7 видов действительно существующими оказались лишь первые 3 вида с их дикими формами. Все эти дикие формы ранее входили полностью в третий вид *C. colocynthis* L.

В последнее время получил распространение и другой термин для столового арбуза — *C. aedulis* Pang., ошибочно введенный К. П. Папгалом (1930) в нарушение Международного кодекса ботанической номенклатуры (1911, 1959) и законно отвергнутый В. А. Гуляевым (1955), как ранее опубликованный Шапом (Sprach) гомотим. Имеются следующие синонимы этого вида: *Cucurbita citrullus* L. Sp. pl. 1753; *Cucumis colocynthis* L. Sp. pl. 1753; *Cucurbita anguria* Duch., Lam. Encycl., II. 1786; *Cucumis citrullus*

Ser., DC. Prodr. 3, 1828; *Citrullus edulis* Spach, Hist. nat. veg., Phaner VI, 1838; *C. colocynthis* (L.) Schrad., Linnaea, XII, 1838; *C. citrullus* Karsten, Deutsche Flora, 1882;



Рис. 1. Листья культурных и диких форм арбузов.

1 — кормовой арбуз — *C. pasteca* Sager, var. *azorianus* Fil.; 2 — его длинная форма — var. *officinalis* Alef.; 3 — дикорастущая форма столового арбуза — *C. vulgaris* Schrad. var. *sacharus* Fil.; 4 — его культурная форма — var. *pave* Sager.

*Colocynthis citrullus* Kuntze, Rev. Gen. Plant. 1, 1891; *C. edulis* Pang. в Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., 5—6, 1945.

Кормовой арбуз (рис. 1, 1), в нарушение 14-й статьи о приоритете Международного кодекса ботанической номенклатуры (1959), именуемый *C. colocynthis*

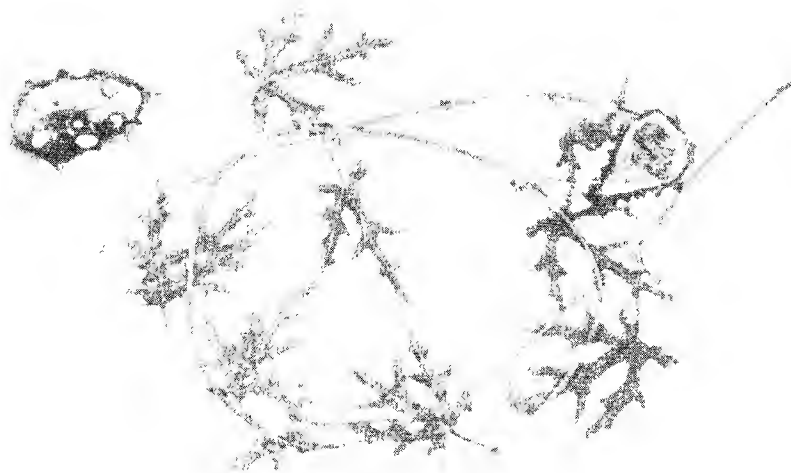


Рис. 2. Арбуз Подена — синоним *Cucumis metuliferus* Meyer.

(Schweinf.) Pang., должен называться *C. pasteca* Sager, так как под этим названием он был впервые опубликован указанным автором в Annales Sci. nat. (I ser., VIII, 1826). Его позднейшие синонимы: *C. caffer* Schrad. Eckl. в Zeyher C. Enum. Pl. Afr. Austr. Extratrop. II, 1836; *C. cafferum* Schrad. Linnaea, XII, 1838; *C. amarus* Schrad.

там же *C. vulgaris* var. *cafferum* Alef., Landw. Fl. 1866; *C. vulgaris* var. *colocynthis* Schweinf., Fl. anc. Egypte, 1883; *C. vulgaris* var. *citroides* Bailey, Gentes Herbarum, Fasc. IV, vol. II, 1930; *C. colocynthis* Pang., Тр. по прикл. бот., № 3, 1929—1930.

Арбуз Подена оказался ранее известным видом *Cucumis metuliferus* E. Mey., как это показывает фотография из гербария Лондонского ботанического сада Кью-гарден (рис. 2). Арбуз безусиковый, по последованию Пангало (1930), является оригинальным и типичным колоннотом. Арбуз пустотелый (*C. fistulosus* Stocks) (рис. 3), по имеющимся последованиям (Пангало, 1944; Khoshoo, 1955), выходит за рамки рода *Citrullus* и относится к одному из многочисленных родов семейства тыквенных. Арбуз африканский по определениям Пангало (1945), Гуляева (1955) и нашему (Бахчеводство, 1959) является синонимом кормового.

Изучение дикорастущих арбузов, относимых к виду *C. colocynthis* L., обнаружило в нем 3 основные группы форм. Одна является типичным колоннотом, обитателем



Рис. 3. *C. fistulosus* Stocks.

пустынь. Она имеет серо-зеленые мелкие листья с жестким опушением. Другие группы по своим признакам соответствуют столовому и кормовому видам. Первая имеет узко-дольчатые листья, серую окраску венчика и происходит с окраин североафриканских пустынь, заходя в южную Азию. Вторая обладает широкодольчатыми листьями, желто-оранжевыми венчиками, как у кормового арбуза, и происходит из южной и центральной Африки. Эти группы являются дикими родичами столового и кормового арбузов. По областям распространения их диких форм выявляются и районы происхождения двух видов арбуза: столового — из северной Африки и южной Азии и кормового — из южной Африки. Широко распространенная версия об южноафриканском происхождении столового арбуза, который якобы образует там заросли, служит пищей для людей, скота и диких животных, не подтверждается ни полученным отсюда материалом, ни указаниями путешественников. При внимательном чтении записей последних обнаруживается, что в их описаниях речь идет о кормовом арбузе, который местное население действительно употребляет в пищу. Этот африканский арбуз имеет белую твердую мякоть, характерную для кормового арбуза, и отличается от диких только отсутствием горечи. Для ее обнаружения плоды надрубают и пробуют при заготовке.

Однако окультуривание столового арбуза происходит не там, где наиболее распространены его дикие формы, а на северных границах их ареалов. Как известно, дикие формы арбузов доходят лишь до южной Азии, а наиболее культурные (сладкие) арбузы растут в Нижнем Новгороде, на Северном Кавказе и Украине, т. е. на широте 45—50°. То же самое имеет место и у дынь. Зона распространения их наиболее культурных форм лежит в Средней Азии и Европе на широте 40—45°, а дикие формы населяют всю Африку, лишь частично доходя до Средней Азии.

Причинами такого географического распределения этих растений являются степень жаростойкости и отношение к ночным температурам у культурных форм. Жаростойкость арбуза наименьшая среди бахчевых (Хлебникова, 1932), свертывание белков их листьев происходит при 44—45°, у дынь соответственно — при 60—65°, у тыквы при 70—72°. Поэтому лучшие тыквы, содержащие наибольшее количество сухого вещества, сахаров и крахмала, мы получаем из субтропических и тропических районов.

Высокие ночные температуры не способствуют сохранению ассимилятов и транспортировке их в органы запаса, в этих условиях они энергичнее расходуются на дыхание и другие физиологические процессы. Поэтому по мере удаления к югу от 45–50° северной широты и приближения к экватору сахаристость арбузов уменьшается, а на границе Египет—Судан культура столового арбуза уже не эффективна и прекращается. Зато южнее этой линии успешно произрастает кормовой арбуз, так как он накапливает более устойчивые к гидролизу запасные вещества — полисахариды: клетчатку, гемицеллюлозу, лектины. Все сорта кормового арбуза содержат в 10–15 раз больше нектинов, чем столовые. Также богата полисахаридами и тыква, что позволяет ей успешно произрастать в тропиках.

Внутривидовой классификацией арбузов занимались многие ученые (Sageret, 1826; Schrader, 1838; Alefeld, 1866; Schweinfurth, 1876; Rane 1961; Sickenberger, 1901; Bailey, 1929; Папгазо, 1930). Ввиду того, что для обнаруженных нами настоящих разновидностей до сих пор нет единой оценки, мы даем ее здесь.

При изучении дикорастущих и полукультурных арбузов, нами, совместно с Т. Б. Фурсой, обнаружены 3 новые формы, которые мы таксономизируем как разновидности: восточноафриканская дикая, с крупными плоскими семенами наподобие тыквенных; сахарская дикая, с обычными семенами как у колонитов и сенегальская — полукультурная, также с плоскими семенами. Одновременно мы выделяем наиболее отчетливые разновидности столового арбуза по окраске мякоти и желтизне коры, а также своеобразный тип дальневосточных арбузов. Проведенные на живом материале исследования и критический анализ литературы позволили нам предложить следующую классификацию арбузов.

<i>Citrullus vulgaris</i> Schrad.	— вид Столовый арбуз
ssp. <i>spontaneus</i> m.	— подвид дикорастущий
var. <i>ganicus</i> m.	— разновидность западноафриканская (рис. 4, 5)
» <i>sacharus</i> m.	— » сахарская (рис. 1, 3 и 4, 2)
ssp. <i>subspontaneum</i> m.	— подвид полукультурный
var. <i>sudanicus</i> m. et Fursa	— разновидность суданская (рис. 4, 3)
» <i>senegalicus</i> Fursa	— » сенегальская (рис. 4, 6)
ssp. <i>cultus</i> m.	— подвид культурный (рис. 1, 4 и 4, 4)
var. <i>borealiorientalis</i> m.	— разновидность восточноазиатская
» <i>aurantiacus</i> m.	— » желтокорая
» <i>albopulposus</i> (Duch.) m.	— » беломякотная
» <i>citropulposus</i> m.	— » лимонножелтая
» <i>flavescens</i> Sickenb.	— » оранжевомякотная
» <i>jace</i> Sager.	— » красномякотная (рис. 1, 1 и 4, 4)
» <i>maximus</i> Alef.	— » крупноплодная
» <i>cylindricus</i> Alef.	— » цилиндрическая

Наиболее распространенная разновидность *jace* Sager, может быть разделена по рисунку и интенсивности окраски коры на 9 следующих сортоформ: светлокорый, темнополосый, яркостолосый, серокорый, мозаичный, темнопятнистый, широкополосый, пятнистостолосый, темнокорый.

Окультуривание происходит не только у столового арбуза, но и у других видов. Однако оно не достигло у них высшей степени, характеризующейся заметным накоплением запасных сахаров; полукультурные формы имеются как у *C. pasteca* Sager, так и у *C. colocynthis* L.

<i>Citrullus pasteca</i> Sager.	— вид кормовой арбуз
ssp. <i>spontaneus</i> m.	— подвид дикорастущий
var. <i>officinalis</i> Alef.	— разновидность лекарственная (рис. 1, 2 и 4, 7)
» <i>capensis</i> Alef.	— разновидность южноафриканская
ssp. <i>subspontaneus</i> m.	— подвид полукультурный
var. <i>citroides</i> Bailey	— разновидность цукатная
» <i>cajlorum</i> (Schrad.) Alef.	— » каффрская
» <i>aegyptiacus</i> m.	— » египетская
» <i>asorianus</i> m.	— » азовская (рис. 1, 1 и 4, 8)
<i>Citrullus colocynthis</i> L.	— пустынный арбуз
ssp. <i>spontaneus</i> m.	— подвид дикорастущий (рис. 4, 1)
var. <i>pseudocolocynthis</i> (Roemer) Alef.	— разновидность ореховая
var. <i>indicus</i> Roemer.	— разновидность индийская
ssp. <i>subspontaneus</i> m.	— подвид полукультурный
var. <i>colocynthoides</i> Schweinf.	— разновидность безвкусная

Ниже приводим кратко диагнозы подвидов и новых разновидностей арбузов: *C. vulgaris* ssp. *spontaneus* m. Растения дикорастущие, плоды мелкие, с горькой мякотью. *Plantae spontaneae, fructus minuti amari.*

*C. vulgaris* var. *ganicus* m. имеет длинные плети, толщина их как у столового арбуза, в отличие от var. *colocynthis* и *pseudocolocynthis* с зеленой правильно-двойкорасеченной пластинкой листа, цветки и плоды как у var. *colocynthis*. Мякоть горькая.

Семена крупные, наподобие семян тыквы, плоские, с широким выпуклым ободком, размер их 2 × 1,2 см (рис. 4, 5). Дикорастущий. *Caulis longus, Flores et fructus var. colocynthis similes. Pulpa amara. Semina magna, complanata, 2 × 1,2 cm diametro. Spontaneus.*

*C. vulgaris* var. *sacharus* m. (рис. 1, 3 и 4, 2) имеет плети, листья, цветки и плоды как у предыдущей разновидности. Мякоть горькая. Семена мелкие, как у var. *colocynthis*. — *Caulis, folia, Flores et fructus var. ganicus similia. Pulpa amara. Semina var. colocynthis similes.*

*C. vulgaris* ssp. *subspontaneus* m. Растения полукультурные, со среднеузкими долями листьев, как у столового арбуза. Плоды среднего размера с детскую голову, без горечи. Мякоть белая, довольно твердая. *Plantae subspontaneae. Fructus medii. Pulpa non amara, alba, sat dura.*

*C. vulgaris* var. *sudanicus* m. et Fursa. Семена среднего размера, с рубчиком, как у столового арбуза (рис. 4, 3).

*C. vulgaris* var. *senegalicus* Fursa. Растения и плоды сходны с var. *sudanicus*. Семена плоские, наподобие семян люфы, со сплюснутыми краями, без выпуклого рубчика

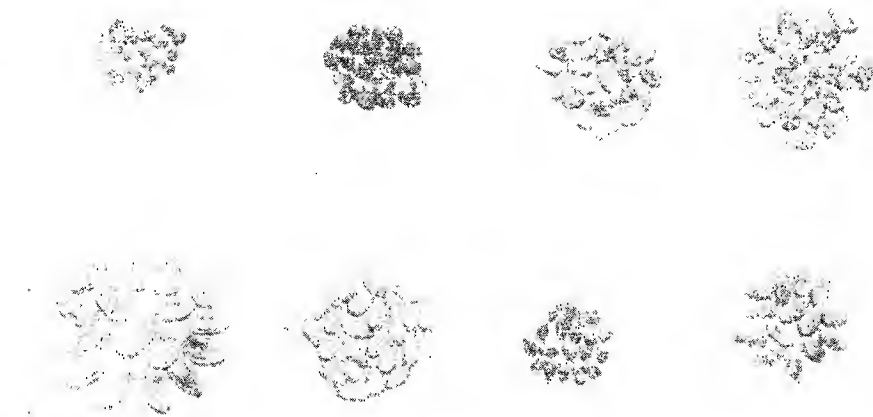


Рис. 4. Семена арбузов.

1 — дикорастущий *C. colocynthis* L.; 2 — дикорастущий *C. vulgaris* Schrad. var. *sacharus* m.; 3 — полукультурный *C. vulgaris* Schrad. var. *sudanicus* m. et Fursa; 4 — культурный *C. vulgaris* Schrad. var. *jace* Sager; 5 — дикорастущий *C. vulgaris* Schrad. var. *ganicus* m.; 6 — полукультурный *C. vulgaris* Schrad. var. *senegalicus* Fursa; 7 — дикорастущий *C. pasteca* Sager var. *officinalis* Alef.; 8 — возделываемый для кормовых целей *C. pasteca* Sager var. *asorianus* m.

и почти без ободков. *Plantae et fructus var. sudanicus similes. Semina media complanata, lufia similes, 1,2 × 0,7 cm diametro.*

*C. vulgaris* ssp. *cultus* m. Растения культурные. Плоды средние и крупные, с сахаристой нежной мякотью. *Plantae cultae. Fructus magni et medii. Pulpa dulcis.*

*C. vulgaris* var. *borealiorientalis* m. — культурный, отличается небольшой величиной плодов весом 0,5–1,5 кг. Мякоть малосладкая, красная, иногда желтая, быстро перезревает, после чего плод наполняется жидкостью. Весьма скороспелый. *Caules, folia et flores typicae pro specie. Fructus medius. Pulpa rubra, aquosa subdulcis. Ultra praesox.*

*C. vulgaris* var. *aurantiacus* m. — культурный, отличается оранжевой окраской коры плодов после созревания, мякоть красная, сладкая. *Caulis, folia et flores typicae pro specie. Fructus aurantiacus. Pulpa rubra dulcis.*

*C. vulgaris* var. *albopulposus* (Duch.) m. — культурный, отличается белой окраской мякоти, хотя она имеет нормальную сладость и мягкую консистенцию. *Caules, folia, flores et fructus typicae pro specie. Pulpa alba, dulcis.*

*C. vulgaris* var. *citropulposus* m. — культурный, отличается желто-лимонной окраской мякоти. *Caules, folia, flores et fructus typicae pro specie. Pulpa citrinus dulcis.*

*C. vulgaris* var. *flavescens* Sickenb. — культурный, отличается желто-оранжевой окраской мякоти. *Caules, folia, flores et fructus typicae pro specie. Pulpa aurantia, dulcis.*

*C. pasteca* ssp. *spontaneus* m. (рис. 1, 2 и рис. 4, 7). Растения дикорастущие. Плоды мелкие горькие. — *Plantae spontaneae. Fructus minuti amari.*



*C. pasteca* ssp. *subspontaneus* m. Растения полукультурные (растут дико и частично культивируются), плоды с твердой, белой, не горькой, но и не сладкой мякотью, средние и крупные. *Plantae subspontaneae. Fructus non amari et non dulces. medii et magni.*

*C. pasteca* var. *aegypticus* m. — кормовой, отличается очень крупными размерами и шаровидной формой плода. — *Caules, folia et flores typices pro species. Fructus magnus, globosus.*

*C. pasteca* var. *asovianus* m. (рис. 1, 1 и 4, 8) — кормовой, отличается крупными цилиндрическими плодами. — *Caules, folia et flores, typices pro species. Fructus magnus, cylindricum.*

*C. colocynthis* ssp. *spontaneus* m. Растение дикорастущее. Плоды мелкие, горькие. — *Plantae spontaneae. Fructus minuti amari.*

*C. colocynthis* ssp. *subspontaneus* m. Растение полукультурное. Плоды среднего размера, не горькие, но и не сладкие. *Plantae subspontaneae. Fructus medii, non amari et non dulces.*

#### Л и т е р а т у р а

Бахчеводство. (1959). Под ред. А. П. Филова. — Гуляев В. А. (1955). Применение сравнительноэмбриологического метода к систематике рода *Citrullus* Schrad. Тр. плодовоощ. инст. им. Мичурина, VIII. — Жуковский П. М. (1950). Культурные растения и их сородичи. — Кодексы международных правил систематической номенклатуры. (1911). Пер. В. Ф. Ошанина. — Международный кодекс ботанической номенклатуры. (1959). — Папгало К. И. (1930). Арбузы северного полушария. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23, 3. — Папгало К. И. (1944). Новый род сем. *Cucurbitaceae Praecitrullus*. Бот. журн. СССР, 5. — Папгало К. И. (1945). Состав и эволюция рода *Citrullus* Forsk. Бюлл. Московск. общ. испытат. прир., 50, 5—6. — Хлебникова И. А. (1932). О жаростойкости растений. Изв. АН СССР, 3. — Alefeld F. (1866). Landwirtschaftliche Flora. — Bailey L. H. (1929). The Domesticated Cucurbits. Gentes Herbarum, II. Fasc. 2. — Engler A. (1924). Pflanzenreich, 88. — Koshio T. H. (1955). Cytotaxonomy of Indian species of *Citrullus*. Current Sci., 24. — Kane F. W. (1901). Growing Watermelons in the North and classification of Watermelons. New Hampshire. Coll. Agr. Exp. Sta. Bull., 86. — Sageret M. (1826). Considerations sur la production des Hybrides, des Variantes et des varieties en general et sur celles de la famille des Cucurbitacees en particulier. Ann. Sci. nat., 1 ser., VIII. — Schrader H. A. (1838). Reliquae Schraderianae. Linnaea, XII. — Schweinfurth G. (1876). Monatschrift des Vereines zur Beforderung des Gartenbauens, XIX. — Sickenberger. (1901). Contributions Flore Egypte.

Всесоюзный институт  
растениеводства  
Ленинград.

(Получено 20 II 1961).

В. И. Дуленова

#### РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОЗЕРА ЦВЕТКОВСКОГО

(дельта р. Селенги)

С 1 карты

Среди различных дельтовых водоемов р. Селенги, исследованных нами в 1958 г., обращают на себя внимание в первую очередь крупные проточные озера. Расположенные в Прибайкальской части дельты, эти водоемы отличаются наиболее характерным для дельты гидрологическим режимом и наиболее типичным составом водной растительности. Вот почему на примере описания растительности одного из них — оз. Цветковское — мы можем показать наиболее общие черты растительности большинства водоемов этого типа.

Оз. Цветковское расположено на о. Сотниковском в районе рукава Средний Перелом и представляет собой отделившийся от Байкала верхний участок его Цветковской губы. В настоящее время озеро сообщается с Цветковским заливом лишь небольшим протоком (10—30 м ширины и 500 м длины), который по мере приближения к Байкалу постепенно расширяется и, образуя массу заливов и заливчиков, незаметно сливается с его водной поверхностью. С рукавами р. Селенги озеро сообщается в свою очередь двумя другими протоками (см. рисунок). Через них в большую воду в озеро поступают воды реки, и стержневая часть его становится проточной. С падением уровня воды течение ослабевает или совсем прекращается. Оз. Цветковское имеет, таким

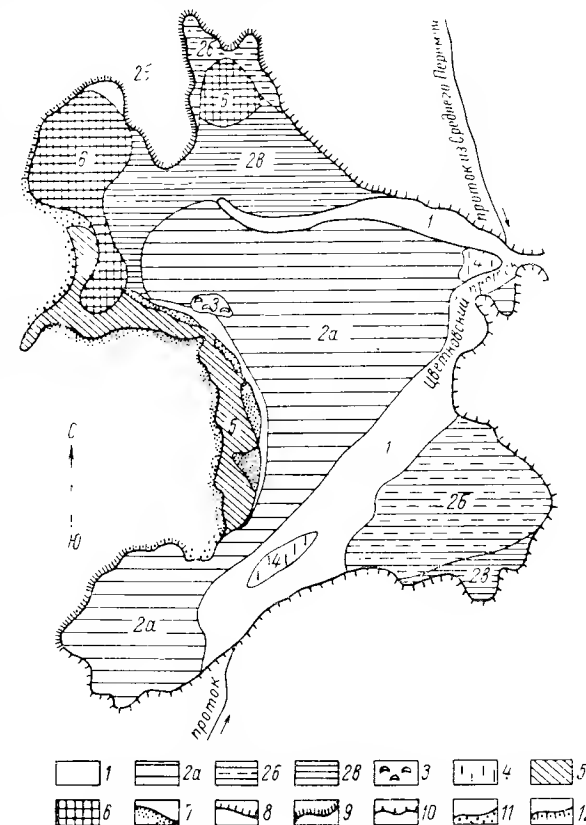
образом, непосредственное сообщение как с водами Байкала, так и с водами реки, и поэтому постоянно испытывает на себе влияние изменений их уровней. Влияние Байкала сказывается здесь в постоянных ветрах; помимо чисто механического воздействия на водную растительность, они оказывают влияние и на уровень воды в нем. При нагонных ветрах, дующих с Байкала, уровень воды в озере быстро повышается на 15—25 см, при этом возникают значительные волны и повышается мутность воды. При стояньих ветрах уровень воды понижается, увеличивается ее прозрачность. Постоянные колебания водного уровня, в том числе и сезонные (низкий уровень в начале лета и высокий во второй половине июля и начале августа), оказывают существенное воздействие на состав водной растительности.

Влияние р. Селенги сказывается в прогрессирующем накоплении аллювиальных наносов, приносимых ее мутными водами, особенно в устьевых частях озера. Мелководность — характерная особенность этого водоема. Преобладающими являются глубины в 1 м, наибольшие глубины в 2—2,5 м занимают сравнительно небольшую площадь в западных участках озера, отгороженных от проточной воды торфянистыми сипавинами. Глубины в 0,5—0,9 м свойственны устьевым мелям и восточным заливам, через которые в большую воду происходит фильтрация мутной Селенгинской воды, а вследствие этого и более быстрое накопление аллювиальных наносов.

В озере преобладают илистые и илисто-песчаные группы. В большей части его преобладают серые и темно-серые или со средним содержанием органических веществ, в западных глубоких заливах — вязкий темный ил, а в центральной проточной части озера — довольно плотный минеральный ил или заиленный песок. Прозрачность воды плохая (0,5 м) в «русловой» части озера и прилегающих к ней участках, несколько лучше в северных и восточных заливах, и наилучшая в западных заливах, которые наиболее изолированы от проточной воды.

Глубина, проточность водоема и связанные с ней прозрачность воды, а также особенности грунта являются ведущими факторами распределения водных группировок. По сочетанию этих факторов в оз. Цветковском может быть выделено 4 основных местообитания: 1) русловая или стержневая часть озера; 2) мелководная с хорошим обменом воды, но без течения; 3) наиболее глубоководные участки с плохим обменом воды и вязким илистым грунтом; 4) устьевые мелы.

Русловая часть озера занимает не более 10% его площади (см. рисунок, 1). Она почти полностью лишена водной растительности, если не считать очень редких экземпляров и куртинок рдеста произвешного и стрелолиста плавающего. Основной причиной отсутствия здесь водной растительности нужно считать не столько само течение, скорость которого невелика, сколько вызываемая им большая мутность воды. К этому выводу мы пришли, сравнивая растительность Цветковского озера с растительностью Тункинских водоемов, скорость течения в которых и глубина те же самые, но прозрачность воды значительно больше. Там мы отмечали для многих водных зарослей 100%-е покрытие.



Схематическая карта растительности Цветковского озера.

1 — стержневая часть озера, лишенная растительности; 2а — заросли нимфейника кубышниковидного; 2б — асс. нимфейника с ярусом надводных растений; 2в — асс. нимфейника с ярусом погруженных трав; 3 — асс. кубышки малой; 4 — заросли сусака зонтичного; 5 — асс. роголистника темно-зеленого; 6 — асс. урути колосистой; 7 — разнотравно-осоковые ассоциации; 8 — асс. хвоща топяного; 9 — асс. тростяной овсяничковой; 10 — заросли тростника обыкновенного; 11 — осоковые ассоциации; 12 — тростяково-осоковая ассоциация.

Преобладающими в озере являются местообитания второй группы, мелководные (0,8—1,2 м), с хорошим обменом воды, но без течения. Грунт — довольно плотный серый ил с небольшим или средним содержанием органических веществ. Преобладающее развитие в этих условиях получают различные ассоциации нимфейника кувшинковидного (*Limnanthemum nymphaeoides* Link). Занимая в общей сложности не менее  $\frac{2}{3}$  площади озера, они придают ему во время цветения характерный желтоватый фон. Отсюда, вероятно, происходит и название озера — Цветковское.

Нимфейник — растение хорошо приспособленное к пропозрастанию в условиях дельтового режима водоемов. Он легко размножается с помощью корневых отпрысков и поэтому хорошо переносит заливание водоема, приспособлен он и к частым колебаниям водного уровня, так характерным для этого озера.

В оз. Цветковском встречаются разнообразные группировки нимфейника — от чистых его зарослей до разреженных ассоциаций с ярко выраженным ярусом погруженных или воздушно-водных растений. В целом они могут быть объединены в 3 основные группы ассоциаций, каждая из которых господствует в определенных экологических условиях. В центральной части озера при средней глубине в 1 м, хорошем водообмене, плохой прозрачности воды и быстрой заиляемости грунта преобладают чистые заросли нимфейника и его группировки с нимфеями (группа ассоциаций с ярусом плавающих трав: 2а). В более глубоководном варианте этого местообитания (северные заливы озера) типичны смешанные группировки нимфейника с погруженными гидрофитами (группа ассоциаций с ярусом погруженных растений: 2б). И, наконец, в наиболее мелководном варианте этого местообитания (восточный залив) преобладают группировки из группы ассоциаций с ярусом надводных растений (3б и табл. 1).

Третья группа местообитаний в оз. Цветковском, к которой мы отнесли наиболее глубоководные участки водоема (западные, северо-западные и северные заливы), характеризуется развитием погруженной водной растительности. Она представлена здесь двумя основными формациями: роголистниковой (5) и урутьевой (6). Первая господствует в глубоких западных заливах, отделенных от центральной проточной части озера торфянистыми островами — славинами, вторая — в более мелководных северо-западных заливах. Западные участки озера (5) по своим экологическим условиям являются наиболее своеобразными в описываемом водоеме. Глубина их составляет 2—2,5 м, грунт — темный, вязкий ил, богатый детритом. Водообмен наилучший в озере, прозрачность воды наилучшая. Волнения полностью отсутствуют. Господствующая в этих участках формация роголистника (*Ceratophyllum demersum* L.) встречается в виде двух ассоциаций: чистой заросли этого вида и урутьево-роголистниковой группировки, в которой помимо *Myriophyllum verticillatum* L. постоянными компонентами являются *Potamogeton zosterifolius* Schum. и *Utricularia vulgaris* L.; это обычный состав данной ассоциации в водоемах Восточной Сибири.

Более разнообразным является состав урутьевых группировок из урути колосистой (*Myriophyllum spicatum* L.), которые приспособлены к более мелководным по сравнению с предыдущими северо-западным заливам озера. Они представлены здесь целым рядом ассоциаций, наиболее распространенными из которых являются рдестово-урутьевая, разнотравно-урутьевая и нимфейниково-урутьевая (6). Последние две группировки представляют, по всей вероятности, заключительные стадии смен урутьевых группировок другими ценозами, в частности разнотравно-нимфейниковыми. Фрагментарно среди урутьевых группировок встречаются заросли *Potamogeton perfoliatus* L. и заросли водной формы *Hippuris vulgaris* L.

Но устьевым мелям (четвертая группа местообитаний в оз. Цветковском) типичны разреженные чистые заросли погруженной формы *Butomus umbellatus* L.

Прибрежная воздушно-водная растительность оз. Цветковского довольно разнообразна. Она представлена тростниковыми (*Phragmites communis* Trin.), тростянковыми (*Sclochioa festucacea* [Willd.] Link), хвощевыми (*Equisetum heliocharis* Ehrh.), осоковыми и разнотравно-осоковыми группировками. Преобладание тех или других связано с особенностями структуры берега: его крутизной и характером грунта. Последние определяются в свою очередь положением берега по отношению к проточной стержневой части озера. Наиболее изолирован от воздействия проточных вод западный берег. Здесь по круто обрывающимся ко дну водоема торфянистым берегам типичны разнотравно-осоковые славны. Состав их различен (табл. 2), но чаще всего это вахтово-осоковые группировки с преобладанием *Carex diandra* Schrank, *C. lasiocarpa* Ehrh., *C. orthostachys* C. A. M. и *Menyanthes trifoliata* L. Но северо-западным и северным более пологим берегам, по также как и предыдущие не испытывающим постоянного заливания минеральными наносами реки, встречаются осоковые из *C. utricularia* Boott., машиково-тростянковые (*Sclochioa festucacea*, *Glyceria spiculosa* [Fr. Schmidt] Rosh.) и тростянковые заросли. Во время половодья они образуют временные славны.

Иной характер имеет прибрежная растительность восточных берегов озера, которые находятся под постоянным воздействием мутных селенгинских вод, особенно в его центральной части. Берега озера здесь быстро заносятся. По северо-восточному берегу, там где в аллювиальных отложениях преобладают более тонкие фракции (илы), господствуют группировки хвоща тоняного с веком ядовитым и тростянкой. Выше по берегу они сменяются вахтово-ваховым веиничником (*Calamagrostis langsdorfii* [Link] Trin.). Там же, где эти наносы имеют более грубый характер (заиленный песок) и где имеется слабое течение, безраздельно господствуют тростниковые заросли.

ТАБЛИЦА 1  
Видовой состав группировок нимфейника  
кувшинковидного в озере Цветковском

Вид растений	Ассоциации					
	урутьево-нимфейниковая (центральная часть озера)	урутьево-нимфейниковая (залив)	разнотравно-нимфейниковая (залив)	нимфейниковая (центральная часть озера)	кувшинково-нимфейниковая (центральная часть озера)	самышово-нимфейниковая (залив)
Глубина (в см)						
	60—80	80—100	65	—	80	50—45
Проточность						
	незначительная, водообмен хороший	отсутствует	отсутствует	слабая	незначительная	отсутствует
Прозрачность воды						
	до 50 см	до дна	до дна	до 50 см	до 40—70 см	до дна
Общее проективное покрытие						
	80—95	60—90	85	80—85	75	70
<i>Limnanthemum nymphaeoides</i> Link	61	5—7	5	9	7	5—6
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	4	1—3	2	—	—	1—3
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	1—2	3—5	1—2	—	—	1
<i>Polygonum amphibium</i> f. <i>natans</i> Leyss	1	—	—	—	—	—
<i>Sagittaria natans</i> Pall.	1	—	—	—	1	—
<i>Nuphar pumilum</i> (Hoffm.) DC.	—	—	—	1	3	2—3
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	—	—	1	—	—	—
<i>P. friesii</i> Rupr.	—	—	—	—	—	—
<i>Nymphaea tetragona</i> Georgi	—	1	1	—	1	—
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	—	1	—	—	—	—
<i>Scirpus tabernaemontani</i> Gmel.	—	1—2	—	—	—	—
<i>Batrachium foeniculaceum</i> (Gilib.) V. Kreez.	—	—	—	—	—	1
<i>Heleocharis palustris</i> L.	—	—	—	—	—	1
<i>Scirpus radicans</i> Schkuhr	—	—	—	—	—	1—2
<i>Lemna minor</i> L.	—	—	—	—	—	4—3
<i>Potamogeton zosterifolius</i> Schum.	—	1	1	—	—	—
<i>P. heterophyllus</i> Schreb.	—	—	—	—	—	—
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	—	—	1—3	—	—	—

Таким образом, в растительности оз. Цветковского заметно преобладание нимфейных и аэрогидрофитных группировок.<sup>2</sup> Первые представлены в основном различными ассоциациями нимфейника кувшинковидного, вторые — группировками корневищных осок и тростника. Широкое распространение погруженной водной растительности

<sup>1</sup> Цифры в графах обозначают проективное покрытие.

<sup>2</sup> Нимфейные группировки — ассоциации с преобладанием в их составе нимфейных растений с плавающими на поверхности воды листьями. Название «нимфейды» впервые упоминается в отечественной литературе в работах К. Н. Игуминой (1927) и В. Н. Беклемишевой (1934). Аэрогидрофитные группировки — группировки воздушно-водных растений или гелофитов (Шенников, 1950). Термин «аэрогидрофиты» предложен И. Д. Богдановской-Гензель (1950).

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав разнотравно-осоковых сплавин  
в озере Цветковском

Вид растений	Осоково-разнотравная с тростником	Разнотравно-осоковая	Вахтово-осоковая		Вахтово-осоковая с осокой водоспето-плодной
			1-й участок	2-й участок	
<i>Phragmites communis</i> Trin.	3	—	1—2	—	—
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	2—4	7	1	—	6—7
<i>C. inflata</i> Huds.	3—5	1—2	—	—	—
<i>Iris laevigata</i> Fisch.	3—4	2	—	—	—
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	3	2	3—4	4	3—4
<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrh.) P.B.	2	2	—	1	1
<i>Calla palustris</i> L.	1	—	—	—	—
<i>Comarum palustre</i> L.	1—2	—	—	1	1
<i>Stachys baicalensis</i> Fisch.	1	1	1	—	1
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	1—2	—	—	—	—
<i>Calamagrostis langsdorfii</i> (Link) Trin.	2—3	1—2	—	—	2
<i>Carex orthostachys</i> C. A. M.	—	2	7	7—8	1

ограничивается здесь не только глубиной, но и быстрым накоплением аллювиальных наносов и плохой прозрачностью воды. Цепозы погруженных растений встречаются лишь в заливах озера, наиболее изолированных от течений и волнений воды.

Любопытно сравнение водной растительности оз. Цветковского с растительностью подобных водоемов других земель, например Волги. По описанию К. В. Доброхотова и Л. Н. Михайловой (1940), основные черты водной растительности волжских «пильменей» те же самые: широкое развитие нимфейной растительности, в том числе и группировок нимфейника кувшинковидного, столь характерного для оз. Цветковского, а также еменанных, комбинированных ассоциаций нимфеид с погруженными и воздушно-водными растениями. Вместе с тем имеется и целый ряд отличий, обусловленных их разным географическим положением. Находящееся в условиях сурового континентального климата Восточного Прибайкалья, оз. Цветковское имеет очень обедненный (по сравнению с волжскими пильменями) видовой состав водной растительности. Если нимфейная растительность «пильменей» представлена целым рядом различных формаций: кувшинки белой, кубышки, водяного ореха, нимфейника и других, то в Цветковском озере она состоит почти исключительно из группировок одного лишь нимфейника кувшинковидного. То же самое можно сказать и в отношении погруженной водной и воздушно-водной растительности. Существенной особенностью оз. Цветковского нужно считать и наличие в нем по тонким, обрывистым берегам торфянистых разнотравно-осоковых сплавин. Видовой состав их и структура берега в этой части озера очень сходны с территориями, где встречаются водоемы, возникающие в связи с мерзлотно-провальными явлениями. В условиях Восточной Сибири озера, расположенные среди заболоченных участков, нередко являются очагами деградации мерзлоты, за счет чего увеличивается площадь этих водоемов.

Растительность оз. Цветковского и прилегающих к нему участков дельты является важнейшей кормовой базой для ондатры. Особенно ценны в этом отношении разнотравно-осоковые сплавины. Они дают большой урожай зеленой массы (до 50 т с га по нашим данным), причем более половины биомассы в них приходится на кормовые растения ондатры: *Menyanthes trifoliata*, *Iris laevigata* и *Carex inflata* Huds.

Важнейшее значение имеют для ондатры также заросли тростника и осоки мечечковой (*Carex utriculata* Boot.). Заросли последней особенно охотно используются зверьком в качестве кормовых площадок в летнее время (поедаются толстые крахмалистые основания побегов). Из группировок настоящих водных растений важное значение в питании ондатры имеют ассоциации нимфейника и заросли роголистника темно-зеленого.

Прибрежные тростниковые заросли и группировки осок служат в озере местом гнездилища для перелетной водоплавающей птицы. Отстрел ее осенью имеет существенное значение в хозяйственном использовании озера.

#### Литература

Беклемишев В. Н. при участии Н. Шиницыной, В. Полововой, П. Набоких. (1934). К методике количественного учета личинок *Anopheles* в заросших растительностью водоемах. Паразитолог. сб. АН СССР, IV. — Богдановская-Гиненф П. Д. (1950). Материалы к познанию озер поймы

Волги в Саратовской области. Тр. Лен. общ. естествоиспыт., отд. бот., 20. 3. — Доброхотова К. В. (1954). Значение водной растительности в эволюции нерестовых водоемов р. Аму-Дарьи. Тр. лабор. озеровед., 3. — Доброхотова К. В. и Л. Н. Михайлова. (1940). Ассоциации высших водных растений как фактор роста дельты Волги. Тр. Астраханск. гос. заповедн., 3. — Игошина К. Н. (1927). Растительные сообщества на аллювиях Камы и Чусовой. Тр. Биолог. н.-и. инст. Пермск. гос. унив., 1, 1. — Смиренский. (1950). Типы ондатровых угодий Восточного Прибайкалья и их хозяйственная оценка. Тр. Всесоюз. н.-и. инст. охотн. промысл., 9. — Шеников А. П. (1950). Экология растений.

Иркутский  
сельскохозяйственный институт.

(Получено 30 V 1961).

Н. И. Малютин

#### ЗАВИСИМОСТЬ УРОЖАЯ СЕМЯН ОТ ОКРАСКИ ЦВЕТКОВ

Хорошо известно, что урожай семян зависит от сортовых особенностей растений. У декоративных растений сорта с полумахровыми цветками в большинстве случаев дают меньше семян, чем сорта с простыми цветками.

Обильно цветущие сорта с многоцветковыми соцветиями более плодотворны, чем малочетковые, слабокустистые.

Нами установлено, что у некоторых культур урожайность семян в значительной степени зависит и от окраски цветков. Наблюдения, проведенные в 1959—1961 гг., показали, что сорта дельфиниума с белыми цветками менее урожайны, чем с синими и фиолетовыми. Для сравнения были взяты аналогичные по строению цветков сорта культурного дельфиниума (*Delphinium cultorum* Voss.): 'Блю Джей' ('Blue Jay') — темно-голубой, 'Блэк Найт' ('Black Knight') — темно-фиолетовый, 'Галахэд' ('Galahad') — белый. На семенных участках, где находился сорт 'Галахэд', было собрано в два раза, а в 1961 г. в три раза меньше семян, чем на участках с другими сортами (см. таблицу).

#### Урожай семян у растений разных сортов

Сорт	1959 г.				1960 г.				1961 г.			
	количество растений	собрано семян (в кг)	собрано семян с каждого растения (в г)	% собранных семян	количество растений	собрано семян (в кг)	собрано семян с каждого растения (в г)	% собранных семян	количество растений	собрано семян (в кг)	собрано семян с каждого растения (в г)	% собранных семян
'Блю Джей'	350	0.40	1.14	100	350	1.30	3.7	100	6000	35.8	5.9	100
'Блэк Найт'	350	0.35	1.00	87	400	1.85	4.3	116	5000	23.5	4.7	80
'Галахэд'	300	0.20	0.66	58	300	0.68	2.2	59	6000	9.8	1.6	27

Впоследствии выяснилось, что низкая урожайность растений сорта 'Галахэд' вызвана более редким посещением их цветков опыляющими насекомыми. Сорта 'Блю Джей' и 'Блэк Найт', наоборот, очень интенсивно посещались шмелями, которые являются главными опылителями растений рода *Delphinium*.

В течение длительного исторического развития соцветие и цветок дельфиниума постепенно изменялись, приспособляясь к опыляющим насекомым. У дельфиниума связь цветка с насекомыми наглядно проявляется в наличии так называемого «ложного шмеля» (Козо-Полянский, 1938). Нектарники и стаминодии, расположенные в центре цветка, своей формой, окраской и опушением имитируют у многих видов тело шмеля. «Ложный шмель» показывает насекомым путь, по которому они должны следовать, чтобы достать нектар. Необходимо отметить, что у сорта 'Галахэд' «ложный шмель» отсутствует, и все центральные органы цветка, как и чашелистики, белые.

У шмелей выработался определенный порядок при посещении соцветий дельфиниума. Вначале насекомые посещают нижние, более старые цветки, а затем перелетают вверх по соцветию на более молодые цветки. В результате этого цветки с восприимчи-

выми рыльцами посещаются первыми, прежде чем насекомые встретятся с пылью того же самого растения. В отличие от имеей пчелы, бабочки и другие насекомые, посещая дельфиниум, не придерживаются вышеуказанного порядка. Стреление соцветия и порядок облета его имееями препятствуют самоопылению и наряду с особым строением нектарников-широков показывают исторически закрепленную связь дельфиниума с определенными опыляющими насекомыми.

Наши наблюдения показали, что шмели предпочитают синие и фиолетовые окраски. Не случайно поэтому в роде *Delphinium*, который насчитывает около 400 видов, описано только два вида с белыми цветками, но и их, вероятно, следует признать временными формами. Широкому распространению альбиносов препятствует рецессивность белой окраски при скрещиваниях и, как уже указывалось, слабая посещаемость их шмелями-опылителями. Необходимо отметить, что пчелы также больше предпочитают синюю окраску, чем белую. В опытах кафедры пчеловодства Московской сельскохозяйственной академии было установлено, что синий цвет привлекает в два раза больше пчел, чем белый (Губин, Халифман, 1958).

В декоративном садоводстве встречается очень мало сортов дельфиниума с белыми цветками. В большинстве случаев, растения с белыми цветками отличаются слабым ростом, сильной восприимчивостью к болезням и незначительным периодом жизни. Первый сорт с белыми цветками 'Beauty of Langport' появился в Англии в 1895 г., однако только в 1937 г. был получен сорт 'Галахад', более устойчивый и сохраняющий сортовые особенности при размножении семенами, если соблюдается пространственная изоляция материнских растений. Интересно, что среди белых дельфиниумов иногда появляются растения, цветки которых обладают запахом. Как известно, запах цветков играет большую роль в привлечении насекомых и компенсирует отсутствие окраски цветка у многих растений. Возможно, что в результате селекции белые дельфиниумы могут выработать новые качества и их цветки приобретут устойчивый аромат.

Таким образом, как в природе, так и в культуре дельфиниумы альбиносы менее устойчивы, и только при постоянной заботе селекционеров сорта сохраняют свою окраску более или менее продолжительное время. Наши наблюдения еще раз подчеркивают огромное значение насекомых в формировании некоторых особенностей цветка и создают основу для правильной оценки урожайности различных сортов дельфиниума.

#### Л и т е р а т у р а

Губин А., И. Халифман. (1958). Цветы и пчелы. — Козо-Полянский Б. М. (1938). Мимикрия у растений. Принцип Пуйяна и его приложение к *Delphinium elatopsis*. Природа, 4.

Москва, Мытищинский район,  
Цветочно-декоративный  
питомник «Марфино».

(Получено 1 XI 1961).

В. П. Матвеев

#### НОВОЕ МЕСТОНаХОЖДЕНИЕ КУВШНИКИ ЧЕТЫРЕХГРАННОЙ В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Кувшиника четырехгранная (*Nymphaea tetragona* Georgi) встречается в очень ограниченном числе районов европейской части СССР. Так, П. Ф. Масевский (1954) отмечает это растение как редкое для Калининской, Костромской и Воронежской областей. На нахождение этого вида кувшиники в пределах Куйбышевской обл. указания в литературе отсутствуют. Летом 1956 г., во время геоботанической экспедиции, организованной кафедрой ботаники Куйбышевского педагогического института, мы обнаружили новое местонахождение *Nymphaea tetragona*.

Собранные растения хранятся в гербарии Куйбышевского педагогического института.

Кувшиника четырехгранная была найдена в Кинельском р-не Куйбышевской обл. на одном из левобережных ирригационных озер р. Самары, недалеко от автожелезнодорожной, ведущей из с. Бобровка в с. Сипридоновка. Озеро представляло собой замкнутый водоем неправильной овальной формы, длиной около 32 м и шириной 17 м. Глубина его не превышала 1,5 м. Грунт дна — песок, покрытый слоем ила 25—30 см толщиной. Чистая водная поверхность составляла не больше 10% от общей площади водоема. Берега покрывали густые заросли *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, *Sparganium ramosum* Huds. и *Sagittaria sagittifolia* L. Более глубокие места занимали *Nuphar luteum* (L.) Sm. и *Potamogeton natans* L.

Кувшиника четырехгранная образовала на озере заросли, в виде двух небольших пятен, приуроченных к глубине 80—100 см. Каждое растение имело по 4—7 листьев,

длина листовых пластинок не превышала 5—8 см. В момент нашего посещения (27 июля) растения цвели. Среди цветков и недораспустившихся бутонов был найден один плод, размером с вишню.

Бесспорно, что это местонахождение *Nymphaea tetragona* является единственным, так как наши поиски ее в соседних водоемах не увенчались успехом. Не была она найдена и в водоемах, расположенных на территории других районов Куйбышевской области.

#### Л и т е р а т у р а

Масевский П. Ф. (1954). Флора средней полосы европейской части СССР. — Станков С. С., В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. — Флора Юго-востока европейской части СССР. (1930). 4.

Саратовский государственный  
университет.

(Получено 2 XI 1961).

## КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

R. Ruuhijärvi. Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. Ann. Bot. Soc. «Vanamo», T. 31, № 1, 360 стр., 89 рис., 47 табл., Helsinki, 1960 (Р. Руухиярви. О региональном разделении северофинских болот).

Рецензируемая работа является одним из звеньев в серии региональных исследований растительности Финляндии, руководимых проф. А. Калела. Целью ее было определить границы области аапа-болот в Финляндии, а также установить наиболее характерные региональные особенности болот в этой области и в области распространения бугристых болот.

Работа Руухиярви представляет обширную монографию, которая состоит из 10 глав и снабжена большим количеством иллюстраций. В монографии дан обзор фитогеографических исследований болот Финляндии и фитогеографического районирования страны, обсуждается влияние внешних факторов на распространение и характер болотных массивов, очень детально описываются растительный покров и его изменения, вызванные как региональными особенностями, так и влиянием различных факторов. Автор останавливается на морфологии аапа- и бугристых болот, описывает типы болотных массивов и их варианты, устанавливает связи этих типов и вариантов с климатом и их приуроченность к определенным районам.

Говоря о развитии фитогеографического районирования Финляндии, Руухиярви наиболее подробно рассматривает разделение Финляндии на лесорастительные зоны, проведенное А. Калела, так как в дальнейшем он использует это разделение при районировании болот.

Из факторов, влияющих на развитие болот Финляндии, автор считает наиболее важным климат, учитывает он также значение подьема суши и топографических условий.

В главе о направлениях изменений в болотной растительности Руухиярви рассматривает три ряда: омбротрофия—минеротрофия, олиготрофия—евтрофия и окраина—центр.

Омбротрофизм вслед за Дю-Рие (Du-Rietz, 1954 г.), он называет болота, в которых действующая на живой растительный покров часть болотной воды поступает прямо из воздуха. В минеротрофных болотах характер растительности находится под влиянием воды, происходящей исключительно или преимущественно из минеральной почвы. Этот ряд автор считает наиболее важным с региональной точки зрения. Он приводит список 45 видов растений, характерных для омбротрофных болот, по указывает, что некоторые виды этого списка чаще встречаются на минеротрофных болотах. Он также отмечает, что граница между омбротрофной и минеротрофной растительностью довольно резкая в юго-западной Финляндии и к северу становится менее отчетливой, где образуются трудно различимые переходные ступени между омбротрофным и минеротрофным болотом. Заметим тут же, что признак омбротрофности или минеротрофности, по Руухиярви, является одним из ведущих при отнесении растительного сообщества в ту или иную группу и даже при выделении типов болотных массивов. А поскольку вопрос о минеро- или омбротрофности того или иного вида либо сообщества не всегда ясен даже автору, то в тексте неоднократно встречаемся с некоторой путаницей при классификации растительности и болотных массивов, вызванной недостаточной определенностью этого понятия.

Ряд олиготрофия—евтрофия наиболее изучен болотоведами. Автор приводит данные, которые подтверждают уже известные закономерности.

Третий ряд изменений в направлении окраина—центр особенно характерен, по-видимому, для области аапа-болот. Во всяком случае в средней и северной частях Карельской АССР этот ряд можно отчетливо проследить. Однако до сих пор мы не встречали еще работ, кроме рецензируемой, где бы рассматривалось это направление вариаций растительности болот.

Заслуживает внимания предложенное автором деление растительных сообществ по отношению к уровню грунтовой воды и режиму увлажнения на 4 группы: кочки, ковры, римши (или мочажини) богатые мхами и римши бедные мхами. Выделение группы сообществ ковров наряду с мочажинами и римши уточняет и детализирует довольно неопределенное понятие «топь», применяемое в нашем отечественном болотоведении.

При описании растительного покрова Руухиярви берет за основу систему типов болот, разработанную А. Калелером. Автор вносит в эту систему некоторые изменения;

с нашей точки зрения он делает схему Калелера более фитоценотической. Так, в качестве одного из главных типов он выделяет *Sphagnum papillosum-Weissinoe*, открытые *Sphagnum fuscum*-болота объединяет с кустарничковыми *S. fuscum*-болотами, проведены им и другие более мелкие изменения. Типы болот разделены на подтипы, те в свою очередь на группы, в пределах которых выделены типы сообществ. При описании растительности все время подчеркиваются ее региональные особенности (отмечены флористические и экологические изменения внутри подтипов и групп в направлении с юга на север, доля отдельных групп и типов сообществ в растительном покрове той или иной фитогеографической области или района). Эта часть исследований Руухиярви является очень интересной и ценной.

Касаясь причин возникновения римши и гряд на аапа-болотах, автор устанавливает, что их развитие начинается под влиянием биологических факторов и зависит в первую очередь от уклона болота и количества протекающей воды. Влияние механических факторов и особенно чередующихся явлений замерзания и оттаивания (Regelation), решающую роль которых особенно подчеркивал Ауэр, в южных областях зоны аапа не имеет значения, лишь в северных частях оно сказывается на формировании гряд и римши. Таким образом, Руухиярви приходит к теории возникновения гряд и мочажин, которая была выдвинута Н. Д. Богдановской-Генезе еще в 1936 г.

Проникновение торфяных бугров, по мнению автора, наиболее успешно объясняет теория Лундквиста (Lundqvist, 1951 г.), по которой эти бугры представляют части болотной поверхности, поднявшиеся из-за сжавшейся в определенных местах и затем замерзшей воды.<sup>1</sup> Эрозия, хотя и имеет, по мнению Руухиярви, значение в образовании бугров, однако он не придает ей той решающей и главной роли, которую отводит этому явлению Чильман и вслед за ним Н. П. Пьявченко.

Переходными образованиями между грядами и буграми автор считает «ronnikkos» (комплекс из кочек *S. fuscum* и пятен римши), которые формируются на северо-финских болотах под влиянием чередующихся явлений замерзания и оттаивания.

Верховые, аапа и бугристые болота Руухиярви рассматривает как 3 главных типа болотных массивов, распространение и особенности которых обусловлены климатом. Поэтому они связаны с крупными физико-географическими подразделениями. Граница между верховыми и аапа-болотами в Финляндии является границей гумидности. Область аапа более влажная.

В отличие от трех вышеперечисленных типов болотных массивов, различившиеся до последнего времени в Финляндии типы — карельский, висячий (склоновый) и тип болотного массива поднимающегося материка, автор рассматривает как категории более низкого ранга. Карельский тип соответствует верховым болотам озерного плато, т. е. он является вариантом типа верховых болотных массивов. Висячие болота представляют особый вариант аапа-типа, который обусловлен формой и особенностями грунта. Тип болотных массивов поднимающегося материка представляет еще не сформировавшуюся растительность, которую нельзя сравнивать с растительностью материка.

Руухиярви выделяет 3 географических варианта болотных массивов аапа-типа: южный — похъянмаа, средний — переползла и северный — аапа-болота лесной Лапландии. Географические названия вариантов одновременно указывают на области их распространения в Финляндии, которые являются единицами районирования болот северной Финляндии, проведенного автором. Для полноты характеристики выделенных вариантов аапа-типа не хватает лишь данных о торфяной залежи, пусть даже самых общих.

В целом же исследования Руухиярви, изложенные в рассматриваемой работе, дают законченное представление о закономерностях распределения растительного покрова и типологии северофинских болот. Работа несомненно заинтересует исследователей растительного покрова севера и северо-запада СССР.

Институт биологии  
Карельского филиала  
Академии наук СССР,  
Петрозаводск.

Т. К. Юрковская.

(Получено 30 XI 1961).

<sup>1</sup> В монографии Н. П. Пьявченко (1955 г.) о бугристых болотах, к сожалению, теория Лундквиста не обсуждается.



## ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА ДМИТРИЕВИЧА ФУРСАЕВА

(1900—1961)

После непродолжительной, но тяжелой болезни 12 июля 1961 г. скончался Александр Дмитриевич Фурсаев — заслуженный деятель науки РСФСР, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой морфологии и систематики растений Саратовского университета.

А. Д. родился 11 ноября 1900 г. (по новому стилю) в селе Терновка Родичковского района Саратовской области (бывш. Балабановский уезд Саратовской губернии) в семье крестьянина.

После окончания начальной школы (1912 г.), высшего начального училища (1916) и учительской семинарии (1920 г.) работал учителем в сельских школах. В 1922 г. А. Д. поступил учиться в Саратовский университет, который окончил в 1926 г. по естественному отделению педагогического факультета. Будучи студентом, он служил препаратором Саратовского общества естествоиспытателей. В 1930 г. А. Д. окончил аспирантуру Института краеведения при Саратовском университете. Состоя аспирантом, он одновременно работал научным сотрудником Саратовского краевого музея. По окончании аспирантуры А. Д. стал работать на кафедре морфологии и систематики растений Саратовского университета, вначале ассистентом (1930—1932 гг.), затем доцентом (1932—1934 гг.), а с 1934 г. до конца жизни профессором, заведующим кафедрой. Одновременно с работой в университете А. Д. ряд лет заведовал кафедрой ботаники Саратовского зооветеринарного института (1930—1932 гг.) и Саратовского педагогического института (1940—1948; 1949—1956 г.).

В годы Великой Отечественной войны А. Д. вступил в ряды ВКСС.

С 1931 по 1949 г. А. Д. был деканом биологического факультета. Его деятельности на этом посту, начавшаяся в первые годы с момента организации в университете биологического факультета и продолжавшаяся в течение 18 лет, была весьма плодотворной. Факультет, его структура, профессорско-преподавательские кадры, научные направления, профиль специалистов биологов, выпускаемых университетом, сложились при непосредственном участии и руководстве А. Д. Он по праву считается одним из организаторов Биологического факультета Саратовского университета. Будучи деканом, А. Д. неоднократно активно участвовал по поручению Комитета по делам высшей школы, а затем и Министерства высшего образования в разработке различных материалов и документов — учебных планов и программ по биологическому образованию в нашей стране.

Работая заведующим кафедрой морфологии и систематики, А. Д. в течение почти 30 лет являлся ведущим профессором в подготовке биологов-ботаников. Под его руководством эта кафедра в течение нескольких десятилетий обеспечила выпуск сотен высококвалифицированных ботаников, которые в настоящее время работают преподавателями средней и высшей школы, специалистами в производственных и научных организациях. Говоря о заслугах А. Д. в области подготовки кадров биологов, следует особо отметить его участие в создании кадров биологов — преподавателей средней школы. Будучи сам в молодости школьным учителем, А. Д. на всю жизнь сохранил любовь и уважение к благородной профессии учителя средней школы. Поэтому он, занимаясь большими научными проблемами или излагая на лекциях важные теоретические вопросы, никогда не забывал о необходимости вооружить биолога не только знаниями по своей специальности, но и умением передать эти знания другим. Поэтому А. Д. не ограничивал свои интересы чисто ботаническими вопросами, он много внимания уделял проблемам педагогического образования молодых биологов. Заботясь об улучшении подготовки специалистов биологов, он вместе с коллективом кафедры в последние годы начал подготовку серии учебных руководств по ботанике.

Большой опыт в организации высшего образования, высокая эрудиция в проблемах ботаники, глубокое понимание методических вопросов — все это обеспечило А. Д. успешное выполнение задания Министерства высшего образования СССР по оказанию помощи Демократической Республике Вьетнам, освободившейся из-под ига колониализма, в организации высшего биологического образования, в организации ботанических исследований.

Большое внимание А. Д. уделял подготовке высококвалифицированных научно-педагогических кадров. Под его руководством выполнили и защитили кандидатские диссертации 14 человек, многие его ученики в настоящее время успешно работают в научных и учебных учреждениях, возглавляя кафедры, двое имеют ученые степени докторов наук.

Ученская деятельность А. Д. как организатора и преподавателя высшей школы неразрывно связана и была возможной только благодаря его многолетней и активной научной работе.

А. Д. был ученым-ботаником с широким диапазоном. Первая ботаническая работа, опубликованная им, относится к тому времени, когда он был еще студентом. С тех пор почти тридцать пять лет он отдал делу изучения флоры и растительности Нижнего Поволжья. За это время им опубликовано больше девяноста научных трудов, под его руководством и редакцией вышли в свет сотни ботанических работ его сотрудников и учеников. Почти тридцать лет А. Д. являлся бессменным редактором биологических изданий Саратовского университета.

Круг научных вопросов, над которыми работал А. Д., чрезвычайно широк. Флористические и геоботанические исследования пойм Волги, Урала и малых рек Юго-Востока, степей и лесов Поволжья, растительность лиманов, изучение полезных растений дикой флоры: дубильных, медоносов, витаминных, масличных, красителей и других, исследование биологии и систематики отдельных видов флоры Юго-Востока, разработка теоретических вопросов — видообразование в условиях пойм рек, сукцессии растительности, эндемизм и зональность флоры и растительности пойм, влияние рельефа и высоты местности на распределение растительности, общие вопросы теории фитоценологии и в особенности культур-фитоценологии, работы по проблемам филогении растений — все это не полный перечень вопросов, которым посвящена научная деятельность А. Д. К сожалению, его капитальный труд «Флора и растительность поймы Нижней Волги» остался в рукописи. Александром Дмитриевичем описано несколько новых для науки видов растений, в его честь во «Флоре СССР» назван впервые найденный им новый вид *Chenopodium*. Его научные исследования известны и за пределами нашей страны, отдельные его работы переведены и опубликованы в Чехословакии.

А. Д. в своей научной деятельности не замыкался в области чистой науки, он всегда стремился свою деятельность связать с решением практических задач. Многие его работы определились потребностями народного хозяйства, в частности, его работы, связанные с изучением полезных растений и природных растительных ресурсов. Изучение растительности пойм, лиманов, степей составляет необходимый этап в рациональном использовании их как кормовых угодий; ботаническое изучение лесов создает основу для планирования их использования в народном хозяйстве. В настоящее время по результатам ботанических исследований лесов Поволжья, проведенных в течение ряда лет А. Д., разработана типология лесов Саратовской области. Управление лесами приняло предложения А. Д., введенные им совместно со специалистами Сельскохозяйственного института, и на основе их типологии начата работа по инвентаризации и оценке лесных богатств Саратовской области.

Разносторонние знания флоры и растительности Юго-Востока позволили А. Д. давать научные консультации и обоснования для решения многих важных народно-хозяйственных вопросов, связанных с растительным покровом. В частности, своими рекомендациями он оказал большую помощь строительным организациям, сооружавшим Волго-Донской канал. После осмотра и изучения земляных сооружений на канале он представил рекомендации по закреплению земляных сооружений с помощью создания искусственного растительного покрова. Выполнение этих рекомендаций позволило ускорить строительство земляных сооружений и сэкономить силы и средства, которые надо было бы затратить на искусственные, бетонные или асфальтовые





покрытия. Экономический эффект от внедрения этих предложений А. Д. составил более 200 тысяч рублей.

А. Д. дал богатые материалы для обоснования строительства бумажно-целлюлозного комбината в районе Астрахани на базе использования зарослей тростника в пойме и дельте Волги. Как известно, этот комбинат является одной из крупных строек семилетки.

В последние годы А. Д. большое внимание уделял естественно-географическому районированию Саратовской и смежных областей, как основе рациональной организации сельского хозяйства.

Научная и педагогическая работа А. Д. неотделима от его общественной деятельности. Его нельзя представить вне общественной жизни. Неоднократно его избирали членом руководящих органов профсоюзных и научных организаций, депутатом Горьковского Совета, членом партийных органов биологического факультета. Особая роль принадлежала А. Д. в организации научной общественности. Он более двадцати лет назад организовал в Саратове Юго-Восточное отделение Всесоюзного ботанического общества и затем все время являлся бессменным его руководителем. Юго-Восточное отделение Всесоюзного ботанического общества способствовало объединению ботанических сил Поволжья и мобилизации их на решение важнейших проблем науки и практики. Значительны заслуги А. Д. в организации и пропаганде охраны природы. Еще в двадцатых годах, будучи аспирантом, он стал ревностным служителем дела изучения и охраны природы Нижнего Поволжья. Он организовал в то время Отдел природы в Областном краеведческом музее, который существует и поныне. А. Д. и его сотрудникам принадлежит инициатива в неоднократной постановке еще в 30-х годах вопроса об охране ботанических объектов Нижнего Поволжья. Он явился организатором и первым руководителем Общества охраны природы и зеленых насаждений в нашей области. После принятия сессией Верховного Совета РСФСР Закона об охране природы А. Д. провел большую работу по реализации этого Закона в Саратовской области и неустанно пропагандировал идеи охраны природы. За последние два-три года им было прочитано более сотни докладов и лекций по вопросам охраны природы. В течение нескольких лет он читал студентам-биологам курсы лекций по охране природы.

Большое место в общественной работе А. Д. занимала работа с учителями биологии г. Саратова и области. Многие годы он активно участвовал в организации методической работы с учителями школ, выступая перед ними с лекциями и докладами по актуальным вопросам биологии.

Следует отметить особые черты характера А. Д., которые обеспечили ему уважение всех, с кем ему приходилось соприкасаться по работе и любви и признательность его близких сотрудников и учеников. Главными чертами характера А. Д. явились оптимизм, невозмутимое спокойствие духа, глубокая внутренняя убежденность в том, что — говоря его словами — «все образуется», т. е. будет так, как надо. Этот оптимизм создавал вокруг А. Д. спокойную деловую обстановку, атмосферу доверия и уверенности. Если к этому добавить, что он проявлял живой интерес не только к тем вопросам науки, которыми занимался сам, но и к тому, чем занимались его сотрудники и ученики, что он, не жалея времени, был готов бескорыстно помогать им в ущерб своим интересам, то станет понятно, почему так приятно и спокойно было работать вместе с ним, понятно, почему он смог воспитать большое число молодых ученых.

А. Д. 40 лет своей жизни отдал служению народу; начав свой трудовой путь простым сельским учителем, он стал ведущим ученым большого университета. Плодотворная научная, педагогическая и общественная деятельность А. Д. неоднократно отмечалась партийными и государственными органами и общественными организациями. Почетные грамоты, премии, благодарности, полученные А. Д. — знаки внимания к его полезной производственной и общественной деятельности. Он был награжден медалью «За доблестный труд в Отечественную войну 1941—1945 гг.». Министерство просвещения РСФСР наградило его почетным знаком «Отличник народного просвещения». В 1959 г. Президиум Верховного Совета РСФСР присвоил Александру Дмитриевичу Фурсеву почетное звание заслуженного деятеля науки РСФСР.

В лице Александра Дмитриевича ботаническая наука потеряла видного исследователя флоры и растительности Юго-Востока, прекрасного педагога и общественного деятеля.

#### СПИСОК ПЕЧАТНЫХ РАБОТ А. Д. ФУРСАЕВА

1926

Новые данные о водных растениях в Юго-Восточной области. Русск. гидробиол. журн., 5, 3—4 : 73—74.

1927

К водной флоре поймы р. Дона в пределах [Волгоградской] губернии. Изв. Саратовск. обл. естествоиспыт., 2, 1 : 1—12. (Гр. Саратовск. общ. естествоиспыт. и любит. естествозн., II, 1).

1928

Материалы к водной флоре Нижней Волги. Работы Волжск. биол. станц., 10, 2 : 3—12.

1929

Пивное корье поймы р. Волги как источник дубильных веществ. Нижнее Поволжье, 10 : 89—104. (Совместно с Е. Н. Беляковым и В. В. Фофоповым).

Пвы поймы Нижней Волги как источник дубильного корья. Вестн. кожевен. пром. и торговли, 12 : 697—698. (Совместно с Е. Н. Беляковым и В. В. Фофоповым).  
Очерк растительности озера Чалкар. Изв. Нижне-Волжск. инст. краевед., 3 : 14—19.

1930

Краткий очерк растительности Нижне-Волжского края. Изд. Нижне-Волжск. краевед. муз.

1931

К вопросу хлопкоразведения в северных районах Нижне-Волжского края. Нижнее Поволжье, № 8—9 : 184—187. (Совместно с А. Г. Горюновой и К. Т. Сухоруковым).  
О сосне на островах Нижней Волги. Природа и соц. хоз., 6/8 : 172—174.

1932

О медоносности поймы Нижней Волги. Тр. по лекарств. и ароматич. раст., 1 : 157—178.

1933

Пвы поймы р. Волги в пределах Нижне-Волжского края и их значение как дубителей. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 10, 1 : 27—46. (Совместно с Е. В. Беляковым).

К флоре Юго-Востока европейской части СССР. Бот. журн. СССР, 6 : 439—445.  
О питании сусликов (*Citellus pygmaeus*, *C. fulvus*) в естественных условиях Западного Казахстана. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., 12, 1 : 63—74. (Совместно с П. Н. Худяковым и др.).

По поводу издания «Флоры Юго-Востока европейской части СССР». Бот. журн. СССР, 5 : 412—413.

Растительность северной части Саринских озер (Нижне-Волжский край). Уч. зап. Саратовск. гос. ун-ва., 10, 2 : 61—80.

1934

Ботанические находки в археологическом материале. Сов. бот., 3 : 150—154. (Совместно с Г. М. Миняевой).

Материалы по биологии молоди рыб в Волго-Ахтубинской пойме. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-ва., 12, 1 : 97—111. (Совместно с Н. Н. Коркиной и В. М. Крашным).

О географической зональности в распределении флоры и растительности поймы Нижней Волги. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-ва., II, 2 : 3—20.

О маслянисти некоторых видов дикой флоры Нижнего Поволжья. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-ва., II, 1 : 25—45. (Совместно с Н. С. Пазаровой).

Перспективы изменения растительности Заволжья в связи с приращением. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-ва., 10, 3 : 55—69.

Über die Ökologie von *Citellus pygmaeus* Pall. in pestendemenischen Gebiete des westlichen Kasakstan. Zeitschr. für Säugetierkunde, 9 : 404—423. (Совместно с П. Волчанецким).

1936

Сорная растительность возделываемых площадей поймы Нижней Волги. Изв. Саратовск. Нижне-Волжск. инст. краевед., 7 : 112—126. (Совместно с З. Н. Ледавской и Е. Ф. Пахмуриной).

1937

К вопросу видообразования в условиях пойм рек. Сов. бот., 3 : 33—40.  
К вопросу о кормовой характеристике сем. *Cyperaceae*. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-ва., 1 (14), сер. биол., 1 : 89—90. (Совместно с П. П. Бегучевым).  
К познанию харовых Юго-Востока европейской части СССР. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-ва., 1 (14), сер. биол., 1 : 91—92. (Совместно с Н. М. Элиаш).

1939

О работе Саратовских ботаников. Бот. журн. СССР, 3 : 258—261.  
Сукцессии приморской полосы дельты Волги. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-ва., 1 (14), сер. биол., 2 : 10—43. (Совместно с Н. Г. Басовым, В. В. Гришаниным, М. И. Кирсановым и В. П. Князевской).

1940

Материалы к вопросу о сукцессиях лесных ассоциаций в дельте Волги. Тр. Астраханск. гос. заповедн., 3 : 138—154.

## 1941

Материалы к характеристике придошних степей в [Волгоградской] области. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-в., 15, 7 : 83—108. (Совместно с М. П. Кирсановым).

Материалы к экологии флоры пойм рек. Сообщ. 1. Условия прорастания семян и плодов некоторых растений. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-в., 15, 7 : 109—117. (Совместно с Ф. П. Любич).

Материалы к экологии флоры пойм рек. Сообщ. 2. Переживание поемности. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-в., 15, 7 : 118—127. (Совместно с Н. Я. Хвалиной).

Пойменные дуга Нижнего Поволжья. В кн. Научн. конф. по изуч. и разв. произв. сил Нижнего Поволжья. (Тез. докл.), 4 : 3—4.

## 1942

К познанию флоры и растительности долины Нижней Волги. Тез. к диссерт. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук : 1—7. Саратов.

Как предупредить заболевание цынгой : 1—8. (Совместно с Л. П. Лось).

## 1944

Витамины «С» в некоторых видах флоры Саратовской области. В кн.: 3-я Всес. витамин. конф. Тез. докладов : 128. (Совместно с М. И. Перекальской).

## 1945

Агрофитоценоз. Краткая инструкция к проведению агрофитоценологических опытов и наблюдений : 27. (Совместно с С. С. Хохловым).

О новом принципе в полеводстве (Тезисы). 3 стр. Изд. Саратовск. гос. ун-в. (Совместно с С. С. Хохловым).

## 1946

Ботаническая жизнь Саратова за 1945 г. В сб.: Флора и растительность Юго-Востока : 75—76.

Витамины «С» в некоторых видах Саратовской флоры. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-в., 16, 1 : 117—122. (Совместно с М. П. Перекальской).

Д. Э. Янишевский (1875—1944). Сов. бот., 4 : 294—296 (некролог).

Наши задачи (Нередовая). В сб.: Флора и растительность Юго-Востока.

О природе лишайников. В сб.: Флора и растительность Юго-Востока : 23—26.

Памяти профессора Д. Э. Янишевского. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-в., 16, 1 : 189—197. (Со списком главнейших опубликованных работ Д. Э. Янишевского).

Предисловие. В брошюре С. В. Линьковой: «Использование некоторых лекарственных трав для лечения туберкулеза легких (из опытов врача)» : 3—4.

Предисловие. В брошюре: А. И. Скрепицкий. «Техника полупокровных и комбинированных посевов» : 3—4.

Характер растительности долины р. Урала от Уральска до Каспия. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-в., 16, 1 : 123—145. (Совместно с Н. Я. Хвалиной).

## 1947

Об озеленении Саратова. Сб. статей и материалов по вопросам нар. хоз. и культуры, 5 : 70—76.

Обоснование понятия агрофитоценоз. Научн. конф. 1946 г. Секция биол. наук. Тез. докладов : 5—7. Изд. Саратовск. гос. ун-в. (Совместно с С. С. Хохловым).

## 1949

О стационарном изучении растительности заповедников. Научн. методич. зап. (Совет Министров РСФСР, Главн. упр. по заповедникам), 12 : 27—30.

## 1950

Л. Н. Калашников. В кн.: Сб. матер. по флоре и растит. Юго-Востока : 95—101. (Совместно с В. Е. Тимофеевым) (некролог).

А. Н. Пиколожский. В кн.: Сб. матер. по флоре и растит. Юго-Востока : 91—94.

Юго-Восток в ботаническом отношении (Вводная статья). В кн. (Библиография Саратовск. обл., 2). Флора и растит. Юго-Востока европейск. части СССР : 5—9. (Составила Е. Х. Бычкова под ред. А. Д. Фурсаева). Изд. Саратовск. ун-в.

## 1951

Государственная защитная лесная полоса Саратов—Астрахань. III-а. Участок Саратов—Камышин. В кн.: Тр. Комплекса научн. экспед. по вопр. полезащит. лесоразвед., I, 1 : 119—146. (Совместно с А. П. Малиновым, Н. П. Усовым и др.).

Итоги работы ботаников Юго-Востока по реализации плана преобразования природы степной и лесостепной полос. В кн.: Тез. докладов делегатск. совещ. Всес. бот. общ., 28 янв.—1 февр. 1951. 1 : 25—30.

## 1952

Влияние леса на окружающую естественную травянистую растительность. Уч. — зап. Саратовск. гос. ун-в., 29 : 255—280. (Совместно с Е. К. Кох).

Естественные леса в пределах трассы государственной лесной полосы Саратов — Камышин. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-в., 29 : 129—182.

К вопросу изучения сукцессий степной растительности. Бот. журн., 37, 6 : 862—864. (Совместно с М. П. Кирсановым).

К вопросу о влиянии леса на прилегающие к нему посевы. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-в., 29 : 281—298. (Совместно с Е. К. Кох).

О сорняках рисовых полей в дельте Волги. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-в., 35, вып. бот.: 165—108. (Совместно с А. И. Сидоровой).

## 1953

Лесные грибы лесонасадов полупустынного Заволжья и вопросы образования микоризы. Бот. журн., 3 : 426—428. (Совместно с О. Н. Компрной).

## 1954

Растительность Волго-Ахтубинской поймы и перспективы ее улучшения. В кн.: Вопр. улучш. кормов. базы в степн., полупустыни. и пустынь. зонах СССР : 100—107.

Растительность искусственных лиманов Заволжья, вопросы ее формирования и изучения. В сб.: Вопр. улучш. кормов. базы в степн., полупустыни. и пустынь. зонах СССР : 314—320.

Случай прорастания древесных пород. Бот. журн., 3 : 441—443.

Lesní houby v zalesňovacích pružích polopoušťového Zavolží a otázka tvoření mykorrhízy. Mycolog sborník. Ročník XXXI. Sešit. 5, číslo 9—10 : 131—132. (Совместно с О. Н. Компрной).

## 1955

Задачи изучения растительности искусственных лиманов Заволжья. Тез. докл. на научн. конф., посвящ., итогам научно-исслед. работы за 1954 г.: 100—103. Изд. Саратовск. гос. пед. инст.

Растительный покров искусственных лиманов Заволжья и пути его формирования. Уч. зап. Казанск. гос. ун-в., 115, кн. 10. Тр. юбилейн. сессии. Тез. докл.: 61—64.

Искусственные лиманы Заволжья, их почвы и растительность. Научн. ежегодн. за 1954 г. Саратовск. гос. ун-в. : 261—263. (Совместно с А. Д. Щеголевой и Н. Б. Миловицовой).

## 1956

В поход за ранневесенними растениями. Задания туристск. группам Саратовск. обл., участникам Всес. экспед. шоперов и школьников 1956—1957 гг.: 17—26.

Высшие растения. Учебное пособие для студентов. Саратовск. гос. ун-в.: 54. (Совместно с А. О. Тарасовым).

Задачи изучения флоры искусственных лиманов Заволжья. Тез. докл. на научн. конф., посвящ. итогам научно-исслед. работы за 1955 г.: 131—133. Изд. Саратовск. гос. пед. инст.

Искусственные лиманы Заволжья, их почвы и растительность. В кн.: Природа и кормовые особенности растительности лиманов Волго-Уральского междуречья : 540—593. (Совместно с А. Д. Щеголевой и Н. Б. Миловицовой).

## 1957

Острец (*Agropyron ramosum* [Trin.] Richt.) в искусственных лиманах Заволжья. Уч. зап. Саратовск. гос. пед. инст. XXVII : 111—125. (Совместно с В. А. Батыревой и Н. Б. Миловицовой).

Растительность прудов Саратовской области. Уч. зап. Саратовск. гос. пед. инст., XXVII : 126—158. (Совместно с Е. К. Кох).

Иван Владимирович Мичурин — великий ученый, преобразователь природы. Докл., посвящ. столетию со дня рожд. Н. В. Мичурин : 19—29. Саратовск. обл. правл. научно-технич. общ. сельск. и лесн. хоз. Юго-вост. отд. Всесоюзн. бот. общ.

Н. В. Мичурин об использовании дикой флоры. Там же : 115—120.

## 1958

Изучение растительности Саратовской области. Сб.: Задания туристск. отрядам Саратовск. обл., участникам Второй Всес. экспед. шоперов и школьников 1958—1959 гг.: 52—57.

Интересный случай обрастания. Природа, 8 : 119—120.

Охрана природы. Там же : 65—72.

Лекарственные растения Юго-Востока (в применении к ветеринарии) : 3—148. Автор кн. С. Г. Царев, под ред. и с участием А. Д. Фурсаева. Саратов.

Острец в искусственных лиманах Заволжья. Научн. ежегодн. саратовск. гос. ун-в.: 14—15. (Совместно с П. Б. Миловицовой).

Растительность прудов Саратовской области. Научн. ежегодн. Саратовск. ун-в.: 15—16.

1959

К пониманию процесса формирования растительности искусственных лиманов. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-в., 64, вып. биол.-почв.: 45—55. (Совместно с Е. Г. Блюковой).

Краткая характеристика растительности искусственных лиманов правобережья Нижней Волги. Там же : 57—58. (Совместно с Б. И. Русановым).

1961

Высшие растения. Руководство к практич. занятиям студентов. II е изд. Изд. Саратовск. ун-в.: 3—99. (Совместно с А. О. Тарасовым).

Объекты растительного покрова Саратовской области, подлежащие охране. Сб.: Охрана природы и озеленение населенных пунктов. Матер. шестого Всесоюз. совещ. по вопр. географ. и охраны природы : 71—76.

Растительность искусственных лиманов Нижней Волги. Межвузовск. научно-отчетн. конф. «Университеты — сельскому хозяйству», Тез. докл. II. Изд. Московск. ун-в.: 26—27.

Саратовский государственный университет.

С. С. Холлов.

(Получено 6 I 1962).

## ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

### ПАМЯТИ АРТЕМИЯ СЕРГЕЕВИЧА ПОРЕЦКОГО

В начале 1962 г. исполнилось двадцать лет со дня смерти и шестьдесят один год со дня рождения Артемия Сергеевича Порецкого, одного из организаторов Отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Артемий Сергеевич родился 28 января 1901 г. в г. Калуге, в семье видного педагога Сергея Александровича Порецкого, преподавателя естествознания Петербургской гимназии им. К. П. Мая. Будучи учителем средней школы, С. А. являлся не только замечательным педагогом, но и популяризатором научных знаний в области естествознания, методики преподавания этого предмета в школе и т. д. Его книжки издавались неоднократно и после его смерти.

Любовь к природе, к растениям и к биологическим наукам зародилась у Артемия Сергеевича с раннего детства еще в семье и в гимназии, где преподавал его отец. После окончания гимназии он поступил в 1918 г. на естественное отделение Московского государственного университета. Однако по семейным обстоятельствам он был вынужден прервать свое образование и переехать в Полтаву, где в 1920—1922 гг. работал по организации детских учреждений и был избран в 1921 г. членом Полтавского горсовета.

Весной 1922 г. А. С. вернулся в Петроград и поступил здесь в Государственный университет, на биологическое отделение, которое и окончил в 1925 г. В Университете акад. В. Л. Комаров обратил внимание на талантливого любознательного студента и предложил ему остаться в аспирантуре при кафедре морфологии и систематики растений. Годы аспирантуры (1926—1929) очень сблизили молодого ботаника с будущим президентом Академии наук СССР. В 1925 г. А. С. проводил первые самостоятельные исследования, изучая растительность Пугачевского уезда Самарской губернии. В 1926 г. он был зачислен в Главный ботанический сад АН СССР на должность препаратора в Отдел геоботаники, организованный в начале 20-х годов известным ботаником, чл.-корр. АН СССР Н. И. Кузнецовым.

В том же 1926 г. А. С. совместно с Е. М. Лавренко изучал растительность Нижне-Днепровских песков, побережья и островов Черного моря. В результате этих исследований ими было опубликовано несколько работ, посвященных характеристике растительности этих районов, и совместно с почвоведом составлена почвенно-ботаническая карта нижнеднепровских песков; опубликована также статья о некоторых интересных флористических находках в этом районе.

В 1927 г. А. С. продолжает работать на Украине, но уже в более северных районах — на Полтавщине и Черниговщине, где велись в то время почвенно-ботанические исследования по выявлению земель, пригодных для табачных плантаций.

Одновременно с этими полевыми исследованиями А. С. участвует в картографических работах, начатых еще в начале 20-х годов Н. И. Кузнецовым, возглавлявшим тогда Отдел геоботаники Главного ботанического сада.

А. С. участвовал в составлении двух листов (5-го и 7-го) Геоботанической карты европейской части СССР, м. 1 : 1 050 000.

В конце лета 1927 г., едва закончив исследования на Украине, он едет по поручению Н. И. Кузнецова на Кавказ для рекогносцировочных исследований раститель-



ного покрова горных районов Дагестана. Эти его работы, продолжавшиеся до 1931 г., охватили малодоступные в то время районы внутреннего Дагестана и явились первыми более или менее детальными ботаническими исследованиями данной части Кавказа. За время этих экспедиционных поездок, организованных на средства Дагестанского научно-исследовательского института, А. С. удалось собрать большой и очень ценный гербарий и проделать ряд интересных и трудных маршрутов. К сожалению, полностью обработать собранные геоботанические материалы ему не удалось. Правда, весь гербарий был определен им самим и сдан в Кавказский Гербарий Ботанического института АН СССР, а все дубликаты посланы в Дагестан, в г. Махач-Кала, где эти сборы положили начало гербарным фондам Дагестана. О некоторых результатах своих маршрутных геоботанических исследований на Кавказе А. С. успел написать лишь небольшую заметку и вместе с П. М. Краппенинниковым описать из своих сборов новый вид полыни.

В 1929 г. А. С. Порецкий был назначен доцентом Тверского педагогического института по кафедре ботаники, где им в течение трех лет (до 1931 г. включительно) читались курсы морфологии и систематики растений. На кафедре ботаники этого института он был преемником известного советского ученого А. Н. Пилинского, ранее возглавлявшего эту кафедру. Живой и энергичный, А. С. с жаром взялся за педагогическую работу, с увлечением читал лекции и проводил занятия со студентами, вспоминая при этом уроки своего отца, от которого несомненно унаследовал любовь к молодежи и умение заинтересовать своих слушателей. Эти занятия он проводил, не прерывая работы в Ботаническом институте АН СССР, где в это время он исполнял обязанности ученого секретаря.

В 1932 г. Советом по изучению производительных сил АН СССР была организована большая комплексная экспедиция по исследованию Каракалпакской АССР, и начальником ботанического отдела этой экспедиции был назначен А. С. Порецкий. Вместе с ним в этих работах принимали участие также К. С. Афанасьев, К. Д. Муравлянский и Ф. Н. Русанов. В результате этих работ был обследован не только растительный покров самих Кызыл-Кумов, но и прилегающих к ним участков долины Аму-Дары, составлена карта геоботанических районов, собран большой гербарий. Первые результаты этих исследований были доложены участниками работ на Конференции по изучению производительных сил Каракалпакской АССР в Ленинграде в 1933 г. Однако том трудов этой экспедиции под заглавием «Кара-Калпакия. Растительность и естественные корма Кызыл-Кумов», посвященный окончательным результатам геоботанических исследований, вышел под редакцией Порецкого лишь в 1936 г. В этом сборнике им самим была опубликована большая статья: «Геоботанические районы юго-западной части Каракалпакских Кызыл-Кумов», т. е. тех районов, где исследования проводились непосредственно самим автором; в этом же сборнике напечатана большая статья по растительным сообществам всех Кызыл-Кумов, написанная Порецким совместно с Афанасьевым и Русановым. В этих работах впервые в советской ботанической литературе было дано подробное расчленение и описание ассоциаций песчаных пустынь Турана, а также установлены сукцессионные изменения растительного покрова под влиянием выпаса скота, дана оценка кормовых угодий и т. д.

Несмотря на то, что обработка каракалпакских материалов отнимала у А. С. массу времени и сил, он продолжал обрабатывать также и свои дагестанские гербарные сборы и совмещал все эти занятия с обязанностями ученого секретаря Отдела геоботаники БИНа АН СССР, заведующим которого в то время был В. Н. Сукачев.

Именно в этот период в значительной степени по инициативе А. С. начал работать научный семинар Отдела, привлекавший на свои заседания не только геоботаников Ленинграда, но и всего СССР. Большая научно-организационная работа по расширению Отдела геоботаники, после слияния Главного ботанического сада и Ботанического музея АН СССР в Ботанический институт АН СССР, также в основном была проведена Порецким.

Организаторские способности выдвинули А. С. в число наиболее энергичных сотрудников не только Ботанического института, но и Академии наук, поэтому в 1933 г. он был, по инициативе В. Л. Комарова, назначен заведующим Сектором геоботаники, флоры и почвоведения Дальневосточного филиала АН СССР, а в 1937 г. ученым секретарем всего филиала. С этого назначения начался последний, дальневосточный период деятельности А. С. Оставаясь по-прежнему сотрудником БИНа АН СССР, А. С. с увлечением взялся за научно-организационную работу по улучшению и расширению ботанических исследований на Дальнем Востоке.

С его появлением в Дальневосточном филиале значительно расширились и углубились геоботанические исследования, в частности исследования природной кормовой площади. Расширились также картографические работы по растительному покрову, исследования лесов и т. д., в которых принимали участия Д. П. Воробьев, Н. Е. Кабанов, Б. П. Колесников, З. Н. Тучник и другие, тогда еще молодые исследователи Дальнего Востока. По инициативе А. С. Дальневосточный филиал первым из всех периферийных учреждений АН СССР ввел в свою тематику изучение растительного сырья и другие проблемы.

Вместе с Кабановым А. С. подготовил мелкомасштабную карту растительности ДВК, которая была использована при составлении «Карты растительности СССР» м. 1 : 5 000 000, опубликованной в 1939 г.

В эти же годы он совершает небольшие поездки по Уссурийскому краю — в 1934 г. на южные отроги Сихотэ-Алиня, в 1935 г. по долине р. Бикин, где собирает гербарий и знакомится с новой для него растительностью.

В Отделе геоботаники БИНа в Ленинграде он по-прежнему принимает участие во всех картографических работах и в работах по районированию СССР, которые возглавлял в то время Ю. Д. Цинзерлинг. Большую работу проделал А. С. по подготовке к печати первого и второго томов «Растительности СССР» (вышли в свет в 1938 и 1940 гг.), а также по подготовке к составлению карты растительности СССР для Всесоюзной сельскохозяйственной выставки.

В 1935 г. Президиум Академии наук СССР на своем заседании от 25 X присудил А. С. Порецкому степень кандидата биологических наук без защиты диссертации.

Последней крупной работой А. С. явилось редактирование, организация печатания и выпуск в свет «Трудов Дальневосточного филиала АН СССР». Первый том ботанической серии этого издания (1935) он успел отредактировать и выпустить сам, а второй том (1937) лишь подготовить к печати. Вышел в эти же годы из печати в Хабаровске первый том «Трудов Горнотаежной станции ДВФ АН СССР» (1936) также под редакцией А. С. Порецкого.

Он оставил любимую работу в расцвете творческих сил, полный энергии и планов, намечавших дальнейшие исследования растительности и вообще природы советского Дальнего Востока, не успев окончить начатые работы и обработать все собранные им материалы. Местом кончины его является город Магадан, где он умер 15 II 1942.

Даже краткий перечень всего того, что А. С. успел сделать за свою недолгую жизнь показывает, каким крупным исследователем и организатором научной работы он являлся. Очень скромный, простой, удивительно внимательный к товарищам, честный и принципиальный, он был настоящим советским гражданином, бесконечно преданным своей Родине и работе. Все знавшие А. С. навсегда сохраняют память об этом талантливом ученом и прекрасном человеке.

## СПИСОК ПЕЧАТНЫХ РАБОТ А. С. ПОРЕЦКОГО

1928

Новости для флоры Нижне-Днепровских песков. Изв. Главн. бот. сада АН СССР, XXVII, 1 : 25—30. (Совместно с Е. М. Лавренко).

Рослинний Чесбаського і Іванівського масивів та Кіпбуриської коси Нижне-Дніпровських пісків. Матеріали до охорони природи на Україні. 1 : 127—177. (Совместно с Е. М. Лавренко).

1929

К характеристике растительности песчаных островов Черного моря (острова Долгий и Круглый). Изв. Главн. бот. сада АН СССР, XXVIII, 3—4 : 328—345.

1931

Новая пустынь Кавказа. Изв. Главн. бот. сада АН СССР (на титуле 1932), XXX, 5—6 : 709—711. (Совместно с П. М. Краппенинниковым).

1932

Почвенно-ботаническая карта Алешковских песков и примыкающей террасы. (Совместно с А. П. Левенгаупт и Е. М. Лавренко).

Ботанические исследования в горах Дагестана. В кн.: Экспедиции Всесоюз. Акад. наук за 1931 г. Тр. Совета по изуч. произв. сил АН СССР, сер. научно-популярн. : 324—327.

Геоботаническое изучение Горного Дагестана. Вестн. АН СССР. Внеочередн. номер экспед. АН СССР в 1931 г. : 139—141.

1933

Геоботанические исследования Каракалпакских Кызыл-Кумов. В кн.: Экспедиции Всесоюз. Акад. наук за 1932 г. Тр. Совета по изуч. произв. сил АН СССР, сер. научно-популярн. : 20—27.

Геоботанические районы Каракалпакских Кызыл-Кумов и перспективы их использования. Матер. перв. конфер. по изуч. произв. сил Каракалпакск. АССР, 1 : 24—28.

1934

Работы Ботанического сектора Дальневосточного филиала Академии наук СССР. Сов. бот., 2 : 129—131.

1935

Памяти П. К. Шишкина. Сов. бот., 3 : 105—107.

1936

Геоботанические районы юго-западной части Каракалпакских Кызыл-Кумов. Тр. Совета по изуч. произв. сил АН СССР, сер. Каракалпакская, 4. Сб.: Каракалпакия. Растительность и естественные корма Кызыл-Кумов: 259—326.

Растительные группировки Каракалпакских Кызыл-Кумов. Тр. Совета по изуч. произв. сил АН СССР, сер. Каракалпакская, 4. Сб.: Каракалпакия. Растительность и естественные корма Кызыл-Кумов: 9—207. (Совместно с Ф. Н. Русановым и К. С. Афанасьевым).

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

Е. М. Лавренко и А. М. Семенова-Тян-Шанская.

(Получено 5 XI 1961).

## ХРОНИКА

### НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ГЕОБОТАНИКЕ

С 1 по 5 февраля 1962 г. в г. Казани состоялась конференция по экспериментальной геоботанике, созванная Казанским государственным университетом, имени В. И. Ульянова-Ленина и Казанским отделением Всесоюзного ботанического общества. В работе конференции приняли участие геоботаники, почвоведы, физиологи растений, альгологи — специалисты по почвенным водорослям и др. Не считая казанских ученых (около 70 человек), на конференции присутствовало 110 специалистов из 25 городов Советского Союза — Москвы, Ленинграда, Куйбышева, Свердловска, Алма-Аты, Симферополя, Перми, Тарту, Риги, Киева, Днепропетровска, Тбилиси, Кирова, Новозыбкова, Ижевска, Новосибирска, Ашхабада, Херсона, Рязани, Львова, Тюмени, Ставрополя, Саратова, Самарканда, Иркутска.

Конференцию открыл ректор Казанского университета М. Т. Нужин, призванный собравшихся ученых развивать экспериментальные геоботанические исследования в направлении, обеспечивающем осуществление задач, поставленных XXII съездом КПСС. Затем главный организатор совещания М. В. Марков в своем выступлении указал, что основной задачей конференции является разработка единой программы экспериментальных геоботанических исследований в СССР, а также координация этих исследований, подготовка соответствующих кадров, владеющих новейшими экспериментальными методами, и создание координационных центров по разным проблемам. Далее было прочтено приветствие В. И. Сукачева.

В виду чрезвычайной перегруженности конференции докладами (51 доклад) и пестроты тематики, нет возможности даже перечислить их названий. Поэтому мы назовем лишь число докладов по основным направлениям в работе конференции и остановимся на наиболее интересных из них.

Наиболее отчетливо выявились следующие направления в работе конференции: общее лесоведение (5 докладов), степное лесоразведение (5 докладов), эколого-биологическое и физиологическое (8 докладов), аллелопатия (12 в том числе о почвенных водорослях и микоризах). Были сделаны также доклады по агрофитоценологии (5), культуре растений на выбросах промышленности (1), методическим вопросам (3), обзорно-информационные (8). К сожалению, по важнейшим вопросам экспериментального изучения растительного покрова разнообразных кормовых угодий СССР было сделано только 4 доклада (хотя заявлено было значительно больше).

Досадным обстоятельством в работе конференции было отсутствие опубликованных тезисов докладов.

Наиболее яркое впечатление оставила серия докладов Лаборатории лесоведения, возглавляемой Сукачевым. В них чувствовалось единство цели, широта охвата объектов и высокий уровень применяемых экспериментальных методов исследования. Особенно был отмечен слушателями доклад В. Г. Карпова «Опыт экспериментального изучения биогеоценозов темпохвойной тайги». Огромный оригинальный материал был представлен в сообщении А. А. Молчанова «Круговорот органического вещества в ясеневом-сосняковой дубраве». Большое впечатление произвел доклад Л. П. Рыкина об исследованиях в Серебряноборском лесничестве и А. Я. Орлова «Почвенные факторы и жизнедеятельность корневых систем древесных пород в некоторых типах леса южной тайги».

Интересные сведения о выращивании ели и лиственницы в березовых колках и на солонцах были сообщены Н. К. Красовским.

Школой А. Л. Бельгарда была представлена серия докладов по стеничному лесоразведению, которые показали ряд особенностей в формировании искусственных посадений на плакорах стеничной зоны.

Из группы эколого-биологических и физиологических докладов особенно выделялись два — Т. К. Горышиной «Экспериментально-экологический анализ сезонной динамики травяного покрова дубравы», материалы которого опубликованы, и Д. П. Колпикова «Исследование по преодолению некоторых методических затруднений при экспериментальном изучении растений фитоценозов». В последнем докладе было отмечено важное отличие поведения растений в лабораторных опытах и в природных фитоценозах. Автор подчеркнул также необходимость приспособления лабораторных методов исследования к полевым условиям и разработки новых экспериментальных методов, а также создания точной аппаратуры, пригодной для полевых опытов. Работая именно с такими приборами и методами, Колпикову удалось вскрыть совершенно новое для физиологии растений явление — газообмен и выделение жид-



костей при закрытых устьицах через внеустьичные ультрамикроструктуры на свету. Эти ультрамикроструктуры расположены по краевым поверхностям листьев, в зубчиках, волосках, усиках и т. п. В пасмурную погоду выделения из названных пор исчезают, они реутилизуются. Материалы этих исследований в настоящее время подготовлены к печати. В институте физиологии растений АН СССР производится проверка этих данных.

По вопросам аллелопатии наибольшее число докладов представила группа сотрудников А. М. Гродзинского (Киев). Кроме них, были сделаны сообщения Н. Г. Санадзе (Тбилиси), Ю. А. Злобиным (Тюмень) и А. А. Часовенной (Ленинград). Последняя, кроме того, продемонстрировала совершенно оригинальный и очень интересный фильм, в котором были показаны явления аллелопатии при прорастании семян в чашках Петри и развитии из них всходов. Сообщения по аллелопатии и обсуждение состояния исследований в этой быстро развивающейся области показали, что они носят еще разведывательный характер; объекты и методики чрезвычайно разнообразны и мало сравнимы. Взаимодействия растений посредством выделений изучаются преимущественно на начальных стадиях их развития (на семенах и проростках) в лабораторных условиях, а не в природных сообществах.

Широкие выводы о значении аллелопатии в жизни фитоценозов, прозвучавшие в некоторых сообщениях, явно преувеличены и требуют проверки их в полевой обстановке на более зрелых стадиях развития как отдельных растений, так и сообществ. Крайне необходимы совершенствование и унификация методов исследования. Дальнейшие работы по аллелопатии должны выявить химическую природу действующих начал, динамику их накопления, влияние растений посредством выделений друг на друга и на жизнь фитоценозов в целом в природных условиях. Намечающаяся тенденция преувеличивать значение рассматриваемого фактора в жизни растительных сообществ может отвлекать внимание неопытных исследователей от ряда основных факторов, действительно определяющих возникновение, развитие и смены растительного покрова.

Несколько особое положение в рассматриваемой группе докладов заняло сообщение Г. П. Санадзе «Изучение химии и условий возникновения летучих веществ, выделяемых листьями некоторых растений». Фактические данные опубликованы автором в недавно вышедшей в Тбилиси книге. В своем докладе Санадзе подчеркнул необходимость глубокого изучения химической природы веществ, выделяемых растениями.

В эту же группу докладов мы отнесли чрезвычайно интересное и содержательное сообщение Л. В. Крюгер (совместно с П. А. Селивановым) «К вопросу об экспериментальном изучении симбиотических взаимоотношений растений в естественных фитоценозах». Речь шла о взаимоотношениях высших цветковых растений с грибами микориз. Авторы установили, что из исследованных ими 600 видов луговых растений только 100 не имели микоризы. Причем ими установлено наличие микоризы преимущественно у настоящих (и близких к ним) мезофитных и ксерофитных растений. Значительно реже микоризы встречаются у оксимезофитов и мезоксерофитов, а у гидрофитов особенно редко.

Не менее интересным и содержательным был доклад Э. А. Штины «Почвенные водоросли в ризосфере и их взаимосвязь с высшими растениями». В этом сообщении было убедительно показано большое значение почвенных водорослей в процессах почвообразования, так как они образуют значительную массу и встречаются во всех типах почв. Судя по тому, что в ризосфере высших растений количество водорослей превышает в  $10^2$ — $10^3$  раза их число вне зоны корневых систем, следует думать, что они вступают в какое-то взаимодействие с подземными органами высших растений, вероятно, используя их выделения. Высшие же растения, очевидно, используют азот, который фиксируют 35 видов водорослей, а некоторые из них накапливают его, не будучи азотфиксаторами. Однако взаимоотношения между высшими растениями и водорослями еще крайне слабо изучены и в этом направлении предстоит большая и тонкая экспериментальная работа.

О развитии экспериментальных исследований в области луговедения и лугового става были заслушаны доклады В. П. Голубицкой, В. П. Хейн, К. М. Порк, К. А. Куркина. Все они освещали вопросы поверхностного и корневого улучшения естественных травянистых фитоценозов.

Экспериментальные работы, начатые в этом направлении в Эстонской ССР (Кару, Порк, Хейн), носят комплексный характер.

Фитонепотическому изучению полевых культур были посвящены доклады М. В. Маркова, Е. Л. Любарского, В. И. Свишарева, Е. П. Гуляева. Эти доклады показали перспективность геоботанических методов исследования не только многолетних природных сообществ, но и однолетних полевых культур.

По созданию растительного покрова на выбросах промышленности (золоотвалы, терриконы и т. д.) было одно сообщение В. В. Тарчевского, который показал большое народнохозяйственное значение исследований этого профиля. Тарчевский рассказал о чрезвычайных трудностях создания растительного покрова на бесплодных аморфных отходах металлургической промышленности. Было испытано 237 видов, из которых наименее прихотливым растением оказалась *Atriplex haptiana*, поселившаяся на золо- и шламоотвалах. Но и для ее культуры потребовалась особая тех-

ника, а именно уплотнение названных отходов промышленности. В настоящее время Тарчевским с сотрудниками развернуты значительные экспериментальные исследования для решения специфических задач создания растительного покрова на мертвом субстрате. Имеются уже и некоторые успехи.

Среди методических докладов по новизне приемов математической обработки полевых материалов с помощью перфокарт выделился доклад Т. Э. Фрея (Эстония). Остальные методические доклады не содержали принципиально новых, неопубликованных ранее данных.

После оживленных прений конференция приняла резолюцию и программу экспериментальных геоботанических исследований, которые публикуются ниже.

На конференции был избран временно действующий оргкомитет, в задачу которого входит доведение решений конференции до руководящих органов и широкой научной общественности, а также подготовка созыва следующей конференции по экспериментальной геоботанике через 2 года в Москве или Ленинграде. В состав оргкомитета вошли: А. Л. Бельгард, Б. А. Быков, А. М. Гродзинский, В. Г. Карпов, М. В. Марков, Т. А. Работнов и А. П. Шенников.

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

Е. П. Матвеев.

(Получено 27 II 1962).

### ПО РЕШЕНИИ КОНФЕРЕНЦИИ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫМ ГЕОБОТАНИЧЕСКИМ ИССЛЕДОВАНИЯМ

В целях объединения советских геоботаников вокруг основных проблем, указанных в принятой конференцией программе, а также для проведения других организационных мероприятий, необходимых для координации усилий разрозненных коллективов геоботаников-экспериментаторов, выбрать организационный комитет в следующем составе: проф. А. Л. Бельгард (Днепропетровский университет), проф. Б. А. Быков (Алма-Ата, АН Казахской ССР), ст. научн. сотр. А. М. Гродзинский (Киев, Институт ботаники АН УССР), ст. научн. сотр. В. Г. Карпов (Москва, Лаб. лесоведения при Госплане СССР), проф. В. М. Марков (Казанский университет), проф. Т. А. Работнов (Москва, Институт кормов), член-корр. АН СССР А. П. Шенников (Ленинград, Ботанический институт АН СССР).

За членами избранного организационного комитета закрепить проблемы, предусмотренные программой развития экспериментальных исследований, и просить их провести необходимую работу по объединению советских геоботаников в СССР.

В целях широкого развертывания и углубления экспериментальных геоботанических исследований в СССР просить организационный комитет принять решительные меры для составления и опубликования «Руководства по экспериментальной геоботанике» и необходимых для проведения соответствующих работ методических пособий.

Регулярный обмен опытом и подведение итогов выполненных работ в области экспериментальной геоботаники нужны как для решения задач теории науки, так и задач, связанных с оказанием помощи производству. Ввиду этого, считать необходимым регулярно, не реже одного раза в 2 года, проводить всесоюзные конференции по экспериментальной геоботанике, на которых заслушивать и обсуждать обзорные доклады по работам, связанным с основными проблемами.

В целях расширения и углубления экспериментальных геоботанических исследований в СССР просить Министерство высшего и среднего специального образования о создании проблемных лабораторий по экспериментальной геоботанике при Днепропетровском, Ленинградском и Казанском университетах и при ботанических институтах Всесоюзной Академии наук и Академий наук Союзных республик, а при наличии таких лабораторий — о расширении и углублении их работы.

В виду широкого внедрения в геоботанические исследования экспериментальных и других точных методов, связанных с более глубоким и более активным проникновением ученых в жизнь природы, необходимо усовершенствовать подготовку специалистов как в университетах, так и в других вузах СССР. В связи с этим просить Министерство высшего и среднего специального образования пересмотреть учебные планы биологических факультетов университетов: а) обеспечить широкое отражение в них новейших точных методов исследования (методы стационарных и экспериментальных исследований, биофизические, биохимические, математические и другие методы); б) добиться сокращения учебной нагрузки студентов, чтобы высвободить у них время для участия в научно-исследовательской работе кафедр, начиная с младших курсов. Необходимо привлекать к подготовке кадров специалистов научно-исследовательских учреждений. Для этого следует создавать такие учреждения при вузах или устанавливать контакты между ними и вузами, закрепляя их договорами.



В виду того, что специалистам в области сельского и лесного хозяйства нужны знания основных закономерностей полевых, луговых и лесных фитоценозов, просить Министерство высшего и среднего специального образования СССР поставить вопрос о введении в учебные планы соответствующих факультетов сельскохозяйственных и лесных вузов курса «Общая геоботаника с элементами экологии растений».

Учитывая необходимость широкого вовлечения вузов страны в решение проблем, связанных с изучением растительного покрова СССР, обратиться внимание координационного Совета по научным исследованиям АН СССР и Министерства высшего и среднего специального образования СССР на необходимость создания условий для развертывания работ по экспериментальной геоботанике силами ученых не только университетов, но и других вузов, в том числе педагогических, сельскохозяйственных и лесных.

В целях привлечения внимания учителей и учащихся средних школ, агрономов, лесоводов и любителей-краеведов к геоботаническим исследованиям просить всех геоботаников возможно активнее участвовать в работе Общества по распространению политических и научных знаний, издавать научно-популярные книги и брошюры, привлекающие внимание широкого круга читателей к вопросам экологии и геоботаники, и, установив необходимый контакт со школами, вести работу по воспитанию у учащейся молодежи интереса к изучению богатств растительности СССР.

### ПРОГРАММА РАЗВИТИЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В СССР

(Принята на Всесоюзном совещании в г. Казани)

XXII съезд КПСС и принятая им Программа построения коммунизма поставили перед советскими учеными задачу — закрепить за советской наукой уже завоеванные передовые позиции в важнейших областях знания и обеспечить ей ведущую роль в мировой науке по всем основным направлениям. Прогресс науки и техники в условиях социалистической системы хозяйства позволяет наиболее эффективно использовать богатства и силы природы в интересах народа. Применение науки становится решающим фактором могучего роста производительных сил общества. Новая Программа КПСС подчеркивает, что развитие науки и внедрение ее достижений в народное хозяйство будет и в дальнейшем предметом особой заботы партии. Программа обращает внимание советских ученых на необходимость развития и углубления теоретических исследований, соединения науки с производством. Перед учеными биологами поставлена задача шире и глубже развивать научное направление в биологической науке, которое исходит из того, что условия жизни являются ведущими в развитии органического мира.

Реализация решений XXII съезда КПСС и осуществление плана построения коммунистического общества — почетный долг всех советских людей, и советские ученые должны быть в первых рядах строителей коммунизма. Достигнуть это можно не только более напряженной работой, но и самым содержательным ее, включая сюда применение новых методов научного исследования.

Геоботаника — наука о растительном покрове и слагающих его растительных сообществах — фитоценозах. Активное участие геоботаников в решении задач, поставленных перед советскими учеными XXII съездом КПСС, требует от них не только изучения растительного покрова нашей страны, но и указания путей управления им. Решение этой задачи невозможно без углубленного изучения тех закономерностей, которые определяют состав, строение, развитие и распределение по поверхности земли растительных сообществ, совокупность которых и определяет растительный покров страны. Для углубленного изучения указанных закономерностей необходимо твердо встать на путь научного экспериментирования, на путь экспериментальной геоботаники. Экспериментальная геоботаника является надежным звеном, связывающим науку о растительном покрове с теми областями практической деятельности человека, в основе которых лежит освоение и создание им тех или иных растительных сообществ (полеводство, лесоводство, садоводство и др.). Она позволяет геоботанику осмысливать опыт производства, подводить под него глубокую теоретическую базу.

Подчеркивая все вышесказанное, научная конференция по экспериментальной геоботанике, организованная Казанским университетом им. В. И. Ульянова-Ленина и Казанским отделением Всесоюзного ботанического общества, согласно приказу Министерства высшего и среднего специального образования СССР за № 238 от 4 августа 1961 г. обращает внимание советских геоботаников на необходимость широкого внедрения в геоботанические исследования экспериментальных методов. Программа дальнейшего развития экспериментальной геоботаники в СССР должна включать в себя разработку следующих теоретических проблем, в процессе исследования которых могут и должны быть решены многие очень важные производственные задачи.

### I проблема. Взаимоотношения между растениями в растительном сообществе и изыскание путей управления этими взаимоотношениями

Проблема взаимоотношений между растениями в растительном сообществе является ведущей проблемой геоботаники. От ее решения зависит разработка многих других проблем геоботаники как науки о растительном покрове и, что особенно важно, умение управлять фитоценозами, слагающими растительный покров.

При экспериментальном изучении взаимоотношений между растениями главное внимание должно быть уделено сообществам, имеющим большое практическое значение, и особенно посевам культурных растений. Во всех случаях конечной целью исследования должно быть улучшение фитоценозов в направлении, необходимом для социалистического хозяйства (повышение урожайности полевых культур, создание хозяйственноценных травянистых и древесно-кустарниковых искусственных фитоценозов, улучшение состава и производительности естественных фитоценозов и т. д.).

При изучении взаимоотношений между растениями в растительном сообществе необходимо исследовать как непосредственное, так и косвенное влияние растений друг на друга. В последнем случае следует учитывать влияние растений друг на друга через фитоклимат, почву, микроорганизмы и животное население фитоценоза. Необходимо обратить внимание на изучение консортивных связей между высшими растениями (в первую очередь доминантами), микроорганизмами, низшими растениями и животными. Особое внимание следует уделить вопросам аллелопатии (влияние растений друг на друга через выделения) с целью установления фактической ее роли во взаимоотношениях между растениями в искусственных и естественных фитоценозах. При исследовании аллелопатии важно выяснить химическую природу, спектр физиологического действия и превращения физиологически активных фитовыделений в природных условиях. Необходимо также изучение симбиотрофности растений, в частности микотрофности и бактериотрофности. Одновременно с этим должны быть значительно расширены и углублены исследования механизма средообразующих и конкурентных влияний растений в фитоценозах.

Одновременно с изучением путей и интенсивности влияния растений друг на друга в фитоценозе необходимо исследовать особенности роста, развития и размножения растений в условиях определенной биотической среды. Эти исследования предусматривают сравнительное изучение морфолого-анатомических, физиологических и биологических особенностей растений одного и того же вида, выросших в условиях разных фитоценозов и вне их на питомнике, заложенном в тех же антропогенных условиях, что и исследуемые фитоценозы. При проведении рассматриваемых исследований важную роль должен сыграть метод фитометров и метод создания искусственных фитоценозов разной степени сложности.

При исследовании особенностей размножения (вегетативного и семенного) растений в условиях воздействия на них других организмов важно обратить внимание на экологию размножения растений. Основными методами исследования следует считать сравнительное изучение растений в естественных и специально созданных искусственных фитоценозах как простых, так и более сложных, причем во всех случаях необходимо тщательное изучение условий среды, в которых происходит размножение растений и физиологических особенностей растений, размножение которых изучается.

### II проблема. Экспериментальное изучение действия климатических, почвенных, зоогенных и антропогенных факторов на состав и строение растительных сообществ и обратного влияния последних на среду

При разработке этой проблемы необходимо иметь в виду, что воздействие климатических, почвенных, зоогенных и антропогенных факторов на фитоценоз всегда преломляется через те взаимодействия, которые оказывает друг на друга компоненты фитоценоза.

### III проблема. Экспериментальное изучение динамики фитоценозов

Разработка этой проблемы должна преследовать цель управления происходящими в природе изменениями фитоценозов, при этом необходимо иметь в виду воздействия не только на направление, но и на скорость протекающих смен и других форм динамики растительности. В эту проблему входят: 1) изучение взаимоотношений растений лесных сообществ на лесосеках и гарях как факторов, определяющих возобновление древесных пород и восстановление леса; 2) изучение восстановительных процессов на деградированных сенокосах и пастбищах; 3) изучение первичных сукцессий и др.

### IV проблема. Повышение продуктивности культурных фитоценозов путем уменьшения отрицательного и усиления положительного взаимовлияния слагающих их растений

Эта проблема должна быть поставлена, так как высокие урожаи культурных растений, получаемые передовиками сельского хозяйства, позволяют заключить, что путем соответствующего размещения растений на площади при условии надле-

жащего ухода за ними и своевременного правильного питания можно добиться резкого повышения урожайности посевов.

При разработке настоящей проблемы необходимо тщательно изучить потребности культурных растений в необходимых для их жизни условиях на разных этапах развития, сравнить потребное с тем, что культурное растение фактически получает в посевах на поле, а затем, путем соответствующих мероприятий, устранить существующий разрыв между тем, что требуется для хорошего развития растения и тем, что фактически имеется. Особое внимание при этом должно быть уделено устранению отрицательного влияния растений друг на друга.

При разработке этой проблемы необходимо иметь в виду создание теории смешанных полевых фитоценозов, позволяющих не только повысить продукцию и качество органического вещества, получаемого с единицы площади, но и решить вопрос об обогащении почвы большим количеством органических остатков. Важно при этом добиться, чтобы корневые системы компонентов смешанных посевов полнее использовали не только пахотный, но и значительно глубже лежащие горизонты почвы и подпочвы. Следует также иметь в виду необходимость теоретического обоснования путей полной ликвидации засоренности посевов.

**Упроблема. Улучшение состава и повышение продуктивности фитоценоза путем изменения условий его существования и введения в него новых более ценных компонентов**

Разработка этой проблемы предусматривает изыскание путей резкого повышения продуктивности и улучшения состава существующих естественных фитоценозов путем изменения условий их жизни (удобрение, регулирование водного режима и др.). Это должно не только увеличить массу, даваемую фитоценозом, но и, что особенно важно, усилить роль в его сложении растений хозяйственно более ценных при одновременном вытеснении из него растений сорных и вредных.

Разработка проблемы позволит также решить вопрос о введении в состав существующих естественных травянистых и лесных фитоценозов новых хозяйственно более ценных компонентов и таким образом значительно улучшить состав и продуктивность исходных естественных фитоценозов. В том случае, когда вводимый компонент будет более мощным средообразователем, чем имеющийся доминант фитоценоза, возможна полная замена одного доминанта другим и посредством этого замена менее ценного фитоценоза более ценным.

**Упроблема. Повышение защитной роли мелiorативных ценозов путем усиления их положительного средообразующего влияния**

Эта проблема должна быть поставлена для всестороннего исследования защитных лесонасаждений и травянистых фитоценозов (полезащитных, противозеронозных, водоохраных и т. д.). Разработка проблемы должна осуществляться путем тщательного изучения исходных условий местообитаний, путем подбора видов и их сочетаний для конкретных типологических условий. Большое место должно занимать исследование масштабов положительного средообразующего влияния фитоценозов на климат, почву и фауну, а также на окружающую растительность.

**Упроблема. Экспериментальное изучение эколого-биологических и эколого-физиологических свойств растений**

В процессе разработки проблемы необходимо сосредоточить внимание на изучении жизненных форм, ритма роста и развития, вегетативного и семенного возобновления и размножения растений, вегетативной и семенной продуктивности их, экологических особенностей цветения и оплодотворения, прорастания семян и формирования проростков. Необходимо выяснить влияние выделений промышленных предприятий на рост и развитие растений и фитоценозов.

**Упроблема. Фитоценоз и его значение в эволюции видов и формообразовании**

Эта большая общепроизводственная проблема должна быть признана в качестве одной из главных и стержневых проблем экспериментальной геоботаники. В основе ее лежит признание факта существования специфической внутренней среды фитоценоза, его местообитания, накладывающего отпечаток на всю природу растительного организма, входящего в состав фитоценоза и изменяющегося в связи с изменением последнего.

Разработка всех перечисленных выше проблем невозможна без широкого применения новых, высокопроизводительных и точных методов исследования, основанных на физических, химических и биологических принципах. Необходимо заимствование соответствующих методов исследования из арсенала смежных наук и приспособления их для целей и условий экспериментальной геоботаники, а также разработка оригинальных экспериментальных методов. Необходимо обеспечить выдачу большого

количества статистически достоверной информации, высокую степень автоматичности применяемых методов.

Среди методов, основанных на биологическом принципе, большое развитие должен получить метод биологических проб с использованием реакции прорастания семян, роста изолированных тканей и целых растений, а затем методы определения интенсивности жизненных процессов (фотосинтеза, дыхания, транспирации, поглощения веществ, активности ферментов и пр.) и методы выращивания растений в контролируемых условиях (климатических камерах, оранжереях, вегетационных домиках).

Химические методы включают определение токсических веществ, действующих во взаимоотношениях между растениями, при помощи адсорбционной и обменной хроматографии и качественных реакций, а также исследование химических свойств почвы и растений.

Из физических методов необходимо широкое применение автоматических самозаписывающих агроклиматических приборов, метода меченых атомов, спектрографического анализа. В связи с тем, что растительные сообщества (фитоценозы) являются сложными динамическими саморегулирующимися системами, весьма полезным может оказаться применение методов и понятий кибернетики.

Необходимо обратить внимание на применение объективных и быстрых методов обработки собираемых фактических данных (биоматематические, статистические и другие методы).

При проведении экспериментально-геоботанических исследований, одновременно с постановкой на специальных участках опытов, связанных с применением современных методов исследования, необходимо широко практиковать проведение углубленного научного анализа опыта производственных организаций (колхозов, совхозов, опытных станций, лесхозов и т. п.). Особое значение имеет постановка «сквозных» тем, разрабатываемых одновременно в разных географических пунктах по одной и той же методике. Наилучших результатов при организации экспериментально-геоботанических исследований можно добиться путем привлечения к работе над одной и той же темой работников разных специальностей, иными словами путем осуществления комплексности в исследованиях. В этом случае разрабатываемая тема может быть освещена всесторонне и в связи с этим наиболее полно.

Реализация программы развития экспериментально-геоботанических исследований в СССР не исключает необходимости проведения маршрутных и стационарных геоботанических исследований, поскольку они выявляют и характеризуют объекты, подлежащие изучению методами экспериментальной геоботаники. Между маршрутными, стационарными и экспериментальными геоботаническими исследованиями существует тесная связь: они дополняют друг друга, и это позволяет исследователю значительно глубже проникнуть в существо изучаемого объекта.

## НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ РАБОТ НА СЕВЕРЕ

(Совещание по проблемам изучения, использования и охраны растительного покрова Крайнего Севера СССР)

С 28 ноября по 3 декабря 1961 г. в Ленинграде состоялось «Совещание по проблемам изучения, использования и охраны растительного покрова Крайнего Севера СССР». Созвано оно было Ботаническим институтом им. В. Г. Комарова АН СССР (БИН) и Всесоюзным ботаническим обществом. Было заслушано 57 докладов. Общее число присутствовавших на заседаниях составляло 217 человек, представлявших 21 организацию.

Число докладов и разнообразие их тематики показало интенсивность и разносторонность исследований, проводящихся на северных окраинах СССР.

Совещание открыл Б. А. Тихомиров, который отметил как отрадное явление присутствие на совещании не только работников науки, но и представителей сельскохозяйственного производства. Он выразил надежду, что совместное обсуждение вопросов, внесенных в программу совещания, будет содействовать дальнейшему единению теории и практики, что особенно важно в свете решений XXII съезда КПСС.

Заслушанные во время заседаний доклады можно объединить в пять групп.

### 1. Доклады общего содержания

В. Ф. Бурханов (Московский университет) осветил перспективы создания материально-технической базы коммунизма на Севере. Перспективы использования богатств недр по отдельным районам Севера в его докладе были увязаны с развитием энергетики и транспортным строительством. Б. А. Тихомиров (БИН) обрисовал очередные проблемы и задачи изучения флоры и растительности Крайнего Севера СССР: инвентаризация флоры, изучение среды обитания растений и растительного покрова.

Естественным дополнением к этому докладу явилось сообщение Г. А. Аграната (Комиссия по проблемам Севера Совета по изучению производительных сил Госэкономсовета) об изучении и освоении растительного и животного мира зарубежного Севера.

### II. Среда обитания растений

Из относящихся сюда сообщений нужно в первую очередь упомянуть доклад Е. С. Короткевича (Арктический и антарктический научно-исследовательский институт) о чертах сходства и различия в природе Арктики и Антарктики в отношении отдельных элементов климата, а также растительного и животного мира. Г. Д. Рихтер (Институт географии АН СССР) посвятил свое выступление весьма важному в жизни растений и животных Севера фактору — снеговому покрову, охарактеризовав его теплоизоляционные и отражательные свойства, светопрозрачность и защитную роль. Н. Т. Черниговский (Арктический и Антарктический н.-и. институт) на большом фактическом материале показал радиационный режим Арктики.

Значительное количество докладов было посвящено почвенному покрову Севера. Ю. А. Ливеровский (Почвенный институт АН СССР) дал общую характеристику почв Крайнего Севера и наметил перспективы их изучения. Им была обрисована история выделения тундровых почв в особый зональный тип, показаны особенности почвенного покрова каждой из подзон тундр и очерчены задачи дальнейших исследований. В. О. Таргульян (Почвенный институт) рассказал о выветривании и почвообразовании на границах о. Б. Ляховского. И. А. Караваева (Почвенный институт) дала характеристику тундрово-арктических почв того же острова. И. В. Пгнатенко (Почвенный музей им. В. В. Докучаева) показал особенности почвообразования в различных подзонах восточно-европейской тундры, а И. Т. Ливеровская-Кошелева (Почвенный институт) посвятила свое выступление явлениям тиксотропности (текучести) в почвах тундры. Наконец, А. В. Дружин (Почвенный музей) показал на многочисленных материалах водный режим некоторых почв лесотундры в районе ст. Сивая Маска Печорской ж. д.

К этой группе прилагают также доклады Ю. П. Чернова (Московский педагогический институт им. П. К. Кривской) о животном населении тундровых почв и Л. Н. Новичковой-Пановой (БИН) о почвенных водорослях Земли Франца-Иосифа, выделенных из образцов, собранных В. Д. Александровой.

Переходным от докладов этой группы к докладам следующей можно считать сообщение А. П. Тыртикова (Институт мерзлотоведения АН СССР) о растительности как факторе формирования мерзлоты. В нем говорилось о сменах растительности в результате изменения мерзлотного режима почвы.

### III. Биология растений (в широком смысле)

Большое место в программе работ совещания было уделено вопросам биологии растений. Б. А. Тихомиров (БИН) рассказал о жизненных формах растений Арктики, В. А. Гаврилюк (БИН) — о сезонном ритме развития растений юго-востока Чукотки, П. В. Жуикова (БИН) — об особенностях роста некоторых растений Хибин и способах определения их возраста, А. Е. Катенин (БИН) — о микоризе растений из Воркуты. В. Ф. Шамурин совместно с В. В. Васильковой и В. А. Гаврилюком (БИН) доложили об опыте определения биомассы некоторых сообществ бухты Корфа (Камчатская обл.). Сюда же следует отнести сообщение Т. В. Вахтиной (Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крайнего Севера) о биологических особенностях тундровых кустарников и их роли в оленеводстве (доклад зачитала З. П. Савкина).

Экология растений была освещена в трех докладах. Х. Х. Трасс (Тартуский университет) доложил о термофильной растительности гейзеров Камчатки. И. Д. Кильдюшевский (БИН) затронул мало изученный вопрос о взаимоотношении мхов — доминантов растительного покрова Севера и видов травянокустарничкового яруса, а Р. Н. Шляков (Кольский филиал АН СССР) осветил экологию некоторых групп мхов Севера.

Анатомическую характеристику ряда злаков окрестностей бухты Тикси дала В. В. Василькова (БИН).

Физиология растений нашла отражение в довольно большой группе докладов. О. В. Залеский (БИН) доложил об эколого-физиологических исследованиях растений Севера (преимущественно зарубежных), А. А. Шахов (Институт физиологии растений АН СССР) — об эколого-физиологических основах приспособления растений к условиям Заполярья, В. П. Дадзын (Карельский филиал АН СССР) — о связях оптических свойств листьев растений с внешними условиями, П. Д. Бухарин (Кольский филиал АН СССР) — о содержании в растениях каротина, хлорофилла и витамина «Е» в связи с вертикальной зональностью, Л. М. Закман (Всесоюзное ботаническое общество) — о повышении интенсивности фотосинтеза сельскохозяйственных культур на Крайнем Севере путем применения высоких доз минеральных удобрений. Был также зачитан (З. Н. Савкиной) доклад Э. А. Барашковой (Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крайнего Севера) об ускоренном восстановлении запасов кормовых лишайников с помощью стимуляторов роста. Наконец, сюда же следует отнести сообщение А. Т. Рахманиной (БИН) — о транспирации растений в некоторых сообществах Восточно-европейской тундры.

### IV. Флора и растительность

Перечень докладов этой группы уместно начать с сообщений Л. П. Буданцева и П. Н. Свешниковой (БИН) о палеоботанических материалах, собранных ими на Шпицбергене и Земле Франца-Иосифа, и А. П. Соколовской (Ленинградский университет) о карпосистематическом изучении растений Арктики.

Теоретические вопросы, связанные с изучением флоры Арктики и Субарктики, были освещены в докладе А. П. Толмачева (Ленинградский университет). Ареалогический характер носили доклады сотрудников БИНа О. В. Ребристой («Западные пределы распространения сибирских арктических видов на крайнем северо-востоке Европы») и Б. А. Юрцева («О соотношении между континентальными и океаническими элементами в гольцовых флорах Восточной Сибири»). Флора Чукотки нашла отражение в двух сообщениях: В. А. Гаврилюка и Б. А. Тихомирова (БИН) о флоре Берингова побережья Чукотского полуострова и Т. Г. Дервиз-Соколовой (Московский педагогический институт им. В. И. Ленина) об особенностях флоры и растительности северо-востока Чукотского полуострова. Адвентивной флоре были посвящены выступления Е. В. Дорогостайской (БИН) о сорной и рудеральной растительности г. Воркуты и Е. В. Шляковой (Кольский филиал АН СССР) о закономерностях распространения сорных растений в Мурманской области. Наконец, О. П. Кузенева (Кольский филиал АН СССР) информировала собравшихся о ходе работ по изданию «Флоры Мурманской области».

Несколько меньшее освещение, чем флористические исследования, получили на совещании вопросы изучения растительности. Первым сообщением на эту тему был доклад В. С. Говорукина (Московский университет) о физико-географических особенностях лесотундры. Б. Н. Норин (БИН) сделал предметом своего сообщения особенности лесотундры как зонального явления и задачи ее комплексного стационарного изучения. Н. Г. Солоневич (БИН) доложила о стационарном изучении болот лесотундры, а М. С. Боч (БИН) — об аэра-болотах на северо-востоке европейской части СССР. Растительность тундровой зоны Кольского полуострова нашла отражение в докладе Е. Г. Чернова (БИН). Интересные данные о верхней границе леса в северной части Урала и ее динамике привел П. Л. Горчаковский (Уральский филиал АН СССР).

### V. Охрана природы Крайнего Севера и ее сельскохозяйственное освоение

Переходный характер от докладов предыдущей группы к этой группе носили сообщения М. Н. Аврамчика (Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крайнего Севера), В. Б. Куваева (Всесоюзный научно-исследовательский институт лекарственных и ароматических растений). Первый из них охарактеризовал природные условия отдельных подзон Обского севера и состояние их оленьих пастбищ. Куваев дал анализ растительности пастбищ различных сезонов в Томпонском районе Якутской АССР и способов ее использования.

Интенсивные работы по изучению растительных ресурсов Севера развернулись в Кольском филиале АН СССР. Сотрудник филиала И. М. Медведев доложил об опыте интродукции дикорастущих бобовых и злаков Мурманской области в качестве кормовых растений, Б. Н. Головкин — об озеленении городов и поселков Мурманской области местными видами деревьев и кустарников, Г. Н. Андреев — об опыте культуры в Хибинах растений сибирской Арктики, В. В. Крючков о возможностях облесения Кольской тундры.

Особый интерес из докладов этой группы вызвали два сообщения. Ф. П. Торопов (комбинат «Воркутауголь») подробно охарактеризовал сельскохозяйственное освоение территорий в подзоне кустарничковых тундр европейской части СССР; он рассказал о природных условиях в районе Воркуты, способах освоения и полученных результатах. Характерной чертой всей истории освоения этих тундр был учет рентабельности всех проводившихся мероприятий. Естественным дополнением к сообщению Торопова явился доклад П. С. Хантимера (Колпи филиал АН СССР) об опыте кормопроизводства на Печорском севере, который показал полную возможность носева трав на лугах и пастбищах в условиях тундровой зоны при правильном подходе к делу.

Тематика совещания была бы неполной, если бы на нем не были затронуты также вопросы охраны природы. С. М. Успенский (Музей зоологии Московского университета) рассказал о сокращении численности многих представителей животного населения Севера и о мерах, которые необходимо принять для их охраны. П. Н. Балбышев (Всесоюзное географическое общество) посвятил свой доклад охране лесов от пожара.

Сообщения, заслушанные на совещании, ярко отражают широкий круг вопросов, который возникает перед исследователем, посвятившим себя Северу. Разнообразие тематики докладов, число учреждений, которые были представлены на совещании, многочисленность вопросов, заданных отдельным докладчиком и довольно оживленные прения — все это показало, что изучение и освоение Севера перестало быть делом одиночек. На этом поприще трудятся сейчас целые коллективы. Многие уже сделано, но еще больше предстоит сделать. Совещание подвело итоги исследований последних

лет, учло их достоинства и недостатки и наметило в основных чертах программу дальнейших работ.

Совещание приняло резолюцию, включающую 34 пункта, из которых можно отметить следующие: необходимость созыва межведомственной конференции по проблемам природных ресурсов Севера, симпозиума по проблемам лесотундры и совещания по сельскохозяйственному освоению Севера; необходимость возбудить ходатайства перед соответствующими органами о создании Ученого Совета по проблемам Арктики и Субарктики, об организации Арктического сектора в Комиссии по охране природы, Комплексного института проблемных полярных исследований при Московском университете, четырех заповедников в Арктике, а также комплексной биологической станции на Таймыре; о желательности составления библиографии по флоре и растительности Севера, издания трудов Б. Н. Городцова и ускорения составления «Флоры Арктики».

Высказаны также соображения по расширению отдельных видов исследований на Севере (изучение почв, растительных ресурсов, карпологиический анализ растений Севера, изучение лесонасаждений), а также о ботаническом изучении Антарктики (в частности, изучение возможностей интродукции некоторых видов Арктики путем завоза семян и растений).

Заслушанные сообщения будут опубликованы и таким образом станут доступны широкому кругу лиц, интересующихся Севером.

Ботанический институт  
им. В. И. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

И. Д. Кильдюшский.

(Получено 2 II 1962).

### От редколлегии

Постановлением Совета Министров СССР от 18 IX 1959 № 418 и последующим решением Государственного комитета Совета Министров СССР по координации научно-исследовательских работ и Президиума Академии наук СССР редакции научно-технических журналов обязываются представлять во Всесоюзный институт научно-технической информации (ВНИИТИ) рефераты публикуемых статей для помещения их в «Реферативном журнале» ВНИИТИ.

В связи с этим Редколлегии настоящим извещает авторов, что при направлении статей в Редакцию журнала «Ботанический журнал» им надлежит одновременно посылать и рефераты этих статей объемом не более 1,5—2 страниц машинописного текста, отпечатанного через два интервала с полем 4 см с левой стороны. Реферату должно предшествовать библиографическое описание: название статьи, фамилия и инициалы автора, название журнала. Сообщение о наличии в реферируемой статье таблиц, схем, рисунков и пр. надо давать в конце реферата, напр. (таблиц 6, ил. 10). Формулы и буквенные обозначения должны быть вписаны чернилами только во второй экземпляр реферата. Подпись автора и дату написания реферата следует ставить в левом нижнем углу на обоих экземплярах реферата.

Редколлегия

VOL. XLVII

JULY 1962

№ 7

## BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

### CONTENTS

#### ORIGINAL ARTICLES

Page

- V. V. Kriuchkov. Dependence of phytophenological stages in birch and spruce on the temperature of the trees. (2 textfigures) . . . . . 923
- E. G. Minina. On the development of buds of different sexual differentiation in forest trees. (1 textfigure) . . . . . 938
- A. A. Nitzenko. Main concepts of peatland science and their classification . . . . . 945
- N. I. Kosetz. On the timber-line and on the forests of stunted and prostrate trees in the high-mountain zone of the Soviet Carpathians . . . . . 957
- N. S. Novotel'nova. *Plasmopara halskedii* (Farl.) Berl. et de Toni as a conspecies. (Substantiation of the taxonomic classification of the species of *Plasmopara* infesting *Compositae*). (6 textfigures) . . . . . 970

#### CONTRIBUTIONS TO THE NATIONAL ECONOMY OF THE USSR.

- F. M. Nikishin. The pollen and the prospects of its utilization in the national economy . . . . . 982

#### METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

987

- E. P. Prokazin. The method of mass interspecific and intergeneric grafting in conifers under field conditions. (2 textfigures). (987). — V. S. Ipatov. On the correlation between the projective covering and the weight of herbaceous plants (1 textfigure). (991).

#### REPORTS

993

- N. V. Pervukhina. An interesting peculiarity of the ovary of *Trochodendron arolioides* Sieb. et Zucc. (4 textfigures). (993). — I. A. Terioshenkova. The effect of ground cover in spruce forests on the mass of litter and on its nitrogen, phosphorus and potassium content. (995). — L. K. Pozdnyakov. The biology of fructification of *Larix dahurica* Turcz. in the Central Yakutia. (4 textfigures). (1000). — S. A. Zubov and N. A. Lugansky. *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr. in the environs of Sverdlovsk. (1006). M. U. Stepanova. Fusarioses of the cultivated annual legumes in the Leningrad Region. (2 textfigures). (1010). — I. V. Makarova. The age and morphology of some Caspian-Black-Sea species of *Thalassiosira* Cl. (1 plate). (1015). G. I. Glushchenko. On the biology of flowering and the embryology of *Scopolia carniolica* (12 textfigures). (1017). — D. B. Archangel'sky. Some palynological evidence of the introgressive hybridization. (2 plates). (1025). — N. P. Gomolitzky. *Podocarpophyllum*, a new conifer genus from the Jurassic carboniferous deposits of the Angrenian in the Middle Asia. (2 plates). (1029). — I. I. Liashchenko. Catalase activity in the albino sunflower plants. (1032). — A. I. Filov. New data on the origin and the classification of water melons (*Citrullus* Forsk. spp.). (4 textfigures). (1035). — B. I. Dulepova. The vegetation of the Tzvetkovskoye lake in the delta of the Selenga river. (1 map). (1040). — N. I. Malutin. Dependence of the seed yield on the flower colour. (1045). — V. I. Matveyev. A find of *Nymphaea tetragona* Georgi in a new locality. (1046).

#### REVIEWS

1048

- T. K. Yurkovskaya. R. Ruuhijärvi. Über die regionale Einteilungen der nordfinnischen Moore. (1960). (1048).

	Page
OBITUARY . . . . .	1050
S. S. Khokhlov. Alexandr Dmitriyevich Fursayev. (1900—1961). (1 portrait). (1050).	
PERSONALIA . . . . .	1057
E. M. Lavrenko and A. M. Semenova-Tianshanskaya. To the memory of A. S. Poretzky. (1 portrait). (1057).	
CHRONICLE . . . . .	1061
E. P. Matveyeva. A scientific conference on Experimental Geobotany. (1061). — I. D. Kiljdushevsky. Some results of research-work in the North (a conference on the problems of investigation, utilization and protection of the vegetation in the extreme northern regions of the U.S.S.R.) (1067).	

## СОДЕРЖАНИЕ

## ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

В. В. Крючков. Зависимость фенотипов у березы и ели от температуры самих деревьев. (С 2 рис.) . . . . .	923
Е. Г. Мипина. О жизнедеятельности почек в связи с сексуализацией у лесных древесных растений. (С 1 рис.) . . . . .	938
А. А. Ниценко. Основные понятия болотоведения и их классификация . . . . .	945
Н. И. Косец. О границе леса, криволесьях и стланиках в высокогорьях Советских Карпат . . . . .	957
Н. С. Новотельнова. <i>Plasmopara halstedii</i> (Farl.) Berl. et de Toni как сборный вид. (С 6 рис.) . . . . .	970

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР . . . . .	982
---	-----

Ф. М. Никитин. Цветочная пыльца и перспективы ее использования в народном хозяйстве . . . . .	982
---	-----

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . . .	987
--	-----

Е. П. Проказин. Метод массового получения межвидовых и межродовых прививок хвойных в полевых условиях. (С 2 рис.). (1987). — В. С. Ипатов. О корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений. (С 1 рис.). (1991).	
---	--

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ . . . . .	993
-----------------------------	-----

Н. В. Первухина. Об одной интересной особенности завязи троходепидропа. (С 4 рис.). (1993). — И. А. Терешенкова. Влияние напочвенной растительности в ельниках на запасы подстилок и содержание в них азота, фосфора и калия. (1995). — Л. К. Поздняков. Биология плодоношения даурской лиственницы в центральной Якутии. (С 4 рис.). (1000). — С. А. Зубов и Н. А. Луганский. Кедр сибирский в окрестностях Свердловска. (1006). — М. Ю. Степанова. Фузариозы однолетних бобовых культур в Ленинградской области. (С 2 рис.). (1010). — И. В. Макарова. Возраст и морфология некоторых каспийско-черноморских видов рода <i>Thalassiosira</i> Cl. (1 табл. рис.). (1015). — Г. И. Глуценко. К биологии цветения и эмбриологии скополии карпильской. (С 12 рис.). (1017). — Д. Б. Архангельский. Некоторые палинологические данные о явлении интрогрессивной гибридизации. (2 табл. рис.). (1025). — Н. П. Гомолцкий. <i>Podocarpophyllum</i> — новый род хвойных из юрских угленосных отложений ангrena в Средней Азии. (С 2 табл. рис.). (1029). — Н. И. Лященко. Активность катализаторов у альбиносных растений подсолнечника. (1032). — А. И. Филон. Новые данные о происхождении и классификации арбузов ( <i>Citrullus</i> Forsk.). (С 4 рис.). (1035). — Б. Н. Дулепова. Растительность озера Цветковского (дельта р. Селенги). (С 1 карт.). (1040). — Н. И. Малютин. Зависимость урожая семян от окраски цветков. (1045). — В. И. Матвеев. Новое местонахождение кувшинки четырехгранной в европейской части СССР. (1046).	
---	--

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . . .	1048
----------------------------------	------

Т. К. Юрковская. Р. Руухиярви. О региональном разделении северофинских болот. (1048).	
---	--

ПОТЕРИ НАУКИ . . . . .	1050
------------------------	------

С. С. Хохлов. Памяти Александра Дмитриевича Фурсаева. (1900—1961). (С 1 портретом). (1050).	
---	--

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ . . . . .	1057
-------------------------	------

Е. М. Лавренко и А. М. Семёнова-Тян-Шанская. Памяти Артемия Сергеевича Порецкого. (С 1 портретом). (1057).	
--	--

ХРОНИКА . . . . .	1061
-------------------	------

Е. П. Матвеева. Научная конференция по экспериментальной геоботанике. (1061). — Из решений конференции по экспериментальным геоботаническим исследованиям. (1063). — Программа развития экспериментальных геоботанических исследований в СССР (принятая на Всесоюзном совещании в г. Казани). (1064). — Н. Д. Кильдюшевский. Некоторые итоги работ на Севере. (1067).	
---	--